БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

ТОМ XXII

4

НАРКОМЗДРАВ СССР — УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА РСФСР

БИОМЕДГИЗ—ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

МОСКВА 1937 ЛЕНИНГРАД

Ботанический Журнал СССР т. 22 (1937) № 4

СОДЕРЖАНИЕ

Journal Botanique de l'URSS Tome 22 (1937) № 4

SOMMAIRE

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ТОМ XXII

4

УПРАВЛЕНИЕ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ НАРКОМПРОСА СССР

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО
БИОЛОГИЧЕСКОЙ И МЕДИЦИНСКОЙ ЛИТЕРАТУРЫ
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1937

В. Е. ШЕСТАКОВ и Л. И. СЕРГЕЕВ

Изменение морозостойкости и свойств протоплазмы клеток у озимых пшениц при прохождении световой стадии

Из работ группы зимостойкости и группы физиологии Саратовской селекционной станции (руководитель — проф. Н. А. Максимов).
С 5 рисунками.
(Получено 15/X 1936).

Изучение вопросов морозостойкости озимых хлебов и факторов, обусловливающих изменение последней, имеет исключительно важное значение с точки зрения разрешения проблемы зимостойкости озимых для многих районов Союза.

Положение, выдвинутое акад. Т. Д. Лысенко (1933) о том, что изучение таких свойств, как устойчивость озимых против мороза, и других неблагоприятных факторов зимовки должно проводиться в связи со стадиями развития, вскоре же нашло блестящее подтверждение в ряде опытов.

В опытах Васильева (1934), Тимофеевой (1935), Куперман (1935), Салтыковского (1935) и Саратовской селекционной станции (Шестаков, 1936) была установлена определенная связь между стадийным развитием озимых культур, с одной стороны, и способностью к закаливанию, морозостойкостью и накоплением углеводов — с другой.

К настоящему времени можно считать экспериментально вполне установленным, что сорта озимых культур лучше закаливаются и приобретают более высокую морозостойкость на первой стадии развития (яровизации). С переходом растений во вторую (световую) стадию развития способность к закаливанию и, следовательно, морозостойкость падают.

Тимофеева, исходя из данных по длине первой стадии развития и характеру закаливания (на этой стадии), делает попытку разработать метод подбора родительских пар для скрещивания, чтобы получить зимостойкие сорта озимых пшениц.

Если с такой полнотой освещен вопрос о взаимосвязи между ходом развития растений на стадии яровизации и морозостойкостью их, то вопрос о роли световой стадии в морозостойкости озимых культур (в первую очередь озимых пшениц) пока был затронут лишь в общих чертах.

Тимофеева (1935) в своей последней работе «О роли развития и закаливания в зимостойкости сельскохозяйственных растений», говоря о принципах подбора пар для скрещивания, совсем не упоминает о том, какими особенностями по световой стадии должны характеризоваться исходные сорта.

Первые более определенные указания в этом отношении делают Салтыковский и Сапрыгина (1935), подчеркивая, что «длина

второй стадии для зимостойкости пшениц, как и длина первой, имеет первостепенное значение». Допуская возможность наличия некоторой взаимосвязи между зимостойкостью пшениц и длиной световой стадии у отдельных сортов (полностью с чем, однако, все же трудно согласиться), мы склонны думать, что морозостойкость (и зимостойкость) озимых пшениц на световой стадии зависит главным образом от других факторов. Сюда будут относиться в первую очередь потребность в температурах, обусловливающих ту или иную скорость прохождения световой стадии, способность в той или иной мере закаливаться на световой стадии или удерживать при переходе растений из первой во вторую стадию закалку, приобретенную на стадии яровизации.

Нужно полагать, что эта способность на первой стадии развития связана со стойкостью плазменных коллоидов, на что имеются указания у ряда авторов [Туманов, Тимофеева (1935) и др.]. Изучение этих вопросов имеет большое теоретическое и практическое значение. Первые опыты, проведенные на Саратовской станции [Шестаков, Смирнова, Попова и Казанский (1936)] под общим руководством проф. Н. А. Максимова, дали чрезвычайно интересный материал к познанию изменений в способности к закаливанию, накоплению воднорастворимых углеводов и диференциации зачаточного колоса (конуса нарастания) у озимых пшениц в связи с прохождением световой стадии. Данные этих опытов коротко можно свести к следующему.

1. Закаливание у озимых пшениц происходит не только во время стадии яровизации и по окончании ее, но и с переходом растений в световую стадию. Способность к закаливанию понижается постепенно по мере прохождения световой стадии, падая до минимума к моменту окончания последней.

2. Диференциация зачаточного колоса идет постепенно в соответствии с прохождением световой стадии. Наблюдается связь между диференциацией зачаточного колоса и падением способности закаливаться.

3. Озимые пшеницы, закончив стадию яровизации и перейдя в световую, продолжают накопление воднорастворимых углеводов. При определенном сочетании внешних условий (температуры, света и др.) накопление углеводов на световой стадии во время осенней закалки может итти даже более интенсивно, чем на стадии яровизации. Однако роль воднорастворимых сахаров на световой стадии, как защитных средств против вымерзания, становится крайне ограниченной. Связь между изменением морозостойкости и динамикой сахаров у некоторых сортов совершенно отсутствует.

Однако приведенные выше данные Салтыковского и Сапрыгиной, а также Саратовской станции, являются только первыми попытками на пути изучения внутренних факторов морозостойкости озимых культур (в первую очередь пшениц) на световой стадии. Факт отсутствия определенной связи между количеством углеводов и степенью закалки (а следовательно, морозостойкостью) при прохождении второй стадии развития у озимых пшениц выдвигает перед физиологами вопрос о необходимости изучения устойчивости протоплазмы клеток и тех изменений, которые в ней происходят в связи со стадийным развитием растений. При прохождении стадий развития, являющихся биологическими этапами онтогенеза растений, можно было уже теоретически предположить изменение свойств протоплазмы клеток. Основанием к такому предположению служат указанные выше

работы, устанавливающие падение морозостойкости при яровизации.

Из физиологической литературы последнего времени известно, что изменение морозостойкости растительных клеток сопровождается соответствующим изменением свойств протоплазмы. Об этом можно было заключить уже из работ американских авторов [Роза (Rosa), 1921; Ньютон (Newton), 1924, и др.] о так называемой «связанной воде» (см. сводку проф. Н. А. Максимова), результаты которых были подтверждены и другими методами исследования [Михайловичи (Michailovici), 1930; Конопа (Konopa), 1930; Пиеску (Piescu), 1931; Сергеев, 1935, 1936]. Все перечисленные работы констатируют повышенную коллоидную устойчивость протоплазмы клеток более морозостойких растений.

Декстер (Dexter), 1934; Голуш, 1935, и др. показали, что с повышением стойкости клеток к низким температурам происходит снижение проницаемости. Анализ целого ряда работ по изменению проницаемости в связи с динамикой стойкостей, роста, повреждений и т. д. позволил одному из авторов (Сергеев[1]) предполагать, что проницаемость клетки тесно связана с гидрофильностью плазменных коллоидов.

Работы Стюарта (1934, 1935), Люндегорда (1935) и др. (см. Винберг, 1936) показали, что явления проницаемости растительной клетки нельзя свести лишь к физико-химическим закономерностям. Но мы не можем согласиться с автором цитируемой заметки (Винберг), что указанные выше работы снимают проблему проницаемости, включая ее в систему обмена веществ клетки. Нам кажется, что ряд явлений, как экзоосмоз, который, согласно работам Аренса (Arens) (1934), имеет место у растений и в естественной обстановке, трудно увязать с клеточным метаболизмом. Да и изменение последнего, в свою очередь, может быть результатом обратимых сдвигов в биологической структуре протоплазмы.

Кесслер (Kessler), 1935, методом центрифугирования и по форме и времени плазмолиза [Стреггер (Strugger), 1935] установил, что морозостойкие растения характеризуются повышенной вязкостью протоплазмы, чему большое внимание, в связи со стойкостью растений к низким температурам, уделяет в своей книге Белеградек (Bělehrádek), 1935. Динамика вязкости живой протоплазмы последним понимается как биологическая сопротивляемость клетки.

По исследованию изменений свойств протоплазмы растительных клеток, в связи с прохождением яровизации, пока имеется весьма ограниченное число работ. Здесь можно назвать работу Бассарской (1931) по изменению способности протоплазмы воспринимать различные краски и работы акад. А. А. Рихтер (1933, 1934) по определению изоэлектрической точки.

Настоящая работа освещает один из вопросов, который связан с общей темой — изучение морозостойкости озимых культур в связи со стадиями развития, — прорабатываемой группой зимостойкости. Разработка схемы опыта и изучения морозостойкости в данной работе проведена Шестаковым, а определение проницаемости — Сергеевым. Общее руководство принадлежит проф. Н. А. Максимову.

I. Изменение морозостойкости сортов

Методика. Для опыта были взяты рожь, озимые пшеницы и ржано-пшеничные гибриды. По сортам это были: озимая рожь

---

[1] Доклады Академии Наук СССР, 1936, т. IV, № 1.

(*Secale cereale* L.) Елисеевская и Сибирская, с Казачинского опытного поля; озимые пшеницы v. *lutescens* 0329, v. *erythrospermum* 0648 и 0194 («Кооператорка») и ржано-пшеничные гибриды v. *lutescens* 434/154, 56-хромосомный амфидиплоид 10 (*Secalotricum saratovense* Meister). Всего было 7 сортов. Посев был проведен 16/IX в деревянные ящики семенами, яровизированными 52 суток при температуре +1 — +3° С. Методику посева, ухода за растениями, зимнего хранения, промораживаний, последующего отращивания и учетов, принятую в группе, мы не будем здесь приводить, так как она подробно описана в статье Алданова и др. в юбилейном сборнике станции (1936). Здесь же мы остановимся только на схеме опыта и отдельных моментах методики, связанных со спецификой данного исследования.

Растения в ящиках находились под сеткой на естественном дне. Для создания же внешних условий, при которых сорта получили бы неодинаковое развитие по световой стадии и были качественно различными в период прохождения температурной закалки, была принята следующая схема опыта.

Все ящики с растениями были поделены на 5 групп. Первая группа ящиков находилась на естественном дне под сеткой все время до наступления постоянных холодов (14/XI) и служила контролем. Длина дня за период с 20/IX по 14/XI, в условиях Саратова, постепенно изменялась от 12 до 8 часов 15 мин. Вторая группа ящиков через 10 дней после появления всходов была перенесена на непрерывное освещение в оранжерею на 15 дней (с 2 по 16/X) и третья — на 5 дней (с 11 по 16/X). Температура в оранжерее за этот период была около +20° С.

Такую передвижку растений из-под сетки в оранжерею на 5 и 15 дней пришлось сделать из тех соображений, чтобы температурные условия, во-первых, вполне обеспечивали возможность интенсивного прохождения световой стадии и, во-вторых, не отличались бы резкими колебаниями в двух вариантах с разной продолжительностью непрерывного освещения. В естественных же условиях это не всегда можно обеспечить, так как в первой половине октября наблюдается падение дневных температур ниже +10°, а ночных — даже ниже 0° С.

16/X ящики из оранжереи были перенесены обратно под сетку, где растения проходили температурную закалку в течение почти месяца (16/X — 14/XI).

Так как условия оранжереи слишком специфичны и резко отличаются от естественных (под сеткой), то вторая и третья группы ящиков, выдерживавшихся в оранжерее, имели свои контроли, находившиеся в оранжерее на девятичасовом дне. Эти контроли, у которых прохождение второй стадии тормозилось коротким днем, должны были отразить возможное влияние оранжерейного режима на ход последующей температурной закалки, а следовательно и морозостойкость, в сравнении с контрольными растениями, находившимися все время под сеткой.

Срок в 15 дней пребывания растений на непрерывном освещении в оранжерее при температуре около +20° С, как показали специальные опыты, был вполне достаточен для завершения световой стадии сортами типа ржи «Елисеевской».

Учитывая температурный и световой режим, можно было бы с определенностью полагать, что качественные изменения в растениях, в результате различной степени прохождения световой стадии, должны возрастать по вариантам в такой последовательности.

Основной контроль — непрерывное пребывание на естественном дне (под сеткой), затем пяти- и, наконец, пятнадцатидневное пребывание в оранжерее на 24-часовом освещении.

Тот факт, что стадия яровизации закончилась еще до переноса второй и третьей групп растений в оранжерею и что растения в разных вариантах опыта к 16/X имели неодинаковое развитие по световой стадии, нашел вполне определенное подтверждение в анатомических анализах зачаточного колоса, проведенных в работе 1936 г. (Шестаков, Смирнова, Попова и Казанский).

На рис. 1 показана различная степень диференциации зачаточного колоса.

В контрольном варианте — все время естественный день под сеткой — намечается только начало диференциации, длина зачаточного колоса равняется 270 микронам. В варианте же «15 дней непрерывного освещения (в оранжерее)» диференциация колоса заканчивается почти полностью и длина зачаточного колоса достигает 210 микронов.

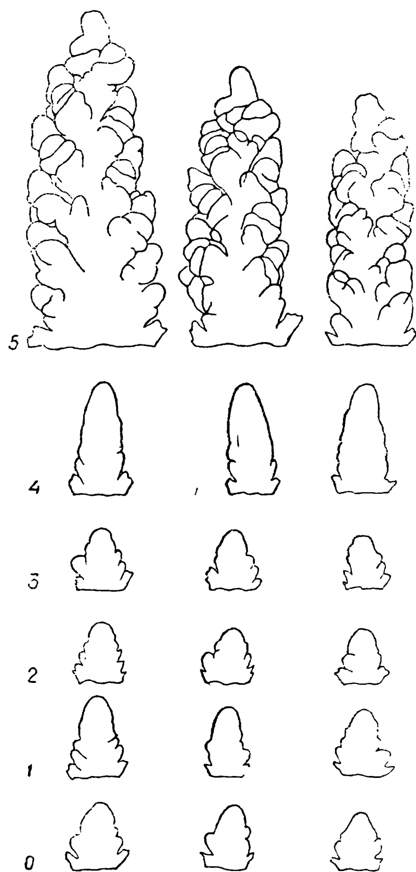


Рис. 1. Диференциация зачаточного колоса. Сорт—озимая пшеница „Кооператорка".

0 — неяровизированные семена; растения в возрасте 12 дней;
1 — яровизированные семена; естественный день под сеткой;
2 — яровизированные семена; 5 дней в оранжерее на 9-часовом освещении;
3 — яровизированные семена; 15 дней в оранжерее на 9-часовом освещении;
4 — яровизированные семена; 5 дней в оранжерее на 24-часовом освещении;
5 — яровизированные семена; 5 дней в оранжерее на 24-часовом освещении.

Кроме того единичные растения у ржи «Елисеевской» в этом последнем варианте дали начало образования узлов на стеблях. Последнее указывает на то, что световая стадия у ржи в варианте «15 дней непрерывного освещения» закончилась полностью или подходила к окончанию в момент переноса растений из оранжереи под сетку.

Таким образом, применяя данную схему опыта, нам удалось предварительно создать разную степень развития растений по световой стадии еще до начала температурной закалки. Растения после переноса их из оранжереи под сетку, как уже упоминалось выше, закаливались почти месяц (29 дней). Указанный срок был вполне достаточен для прохождения первой фазы закаливания, для полного завершения которой требуется 20—30 дней (Туманов).

Вторая фаза закалки у растений завершилась в зимнем хранилище при температурах около —2 — —3° С, т. е. в условиях оптимальных для прохождения последней (Туманов, 1935).

Таким образом растения перед уходом в зимовку имели вполне

нормальные внешние условия для прохождения полной температурной закалки и, следовательно, приобретения максимальной морозостойкости.

Результаты промораживаний. Морозостойкость сортов определялась во второй половине зимы. Растения промораживались 22/II в холодных шкафах при температуре по угловому термометру (в наружной стенке) —14° и по минимальному —16° С в продолжение около 28 часов. Необходимо отметить, что морозостойкость растений к этому времени обычно несколько понижается против максимальной, которая, как показали наши опыты, приходится на декабрь.

Результаты промораживания приводятся в табл. 1. В таблице указан процент выживших растений, который одновременно и является показателем морозостойкости сортов.

ТАБЛИЦА 1

Процент выживших растений после промораживания 22/II (Температура промораживания —14° С, minimum —16° С)

Сорта	Естественный день под сеткой	Были в оранжерее			
		На 9-часовом освещении		На 24-часовом освещении	
		5 дней	15 дней	5 дней	15 дней
1. Озимая рожь „Елисеевская"	80	76	59	15	1
2. „ „ „Сибирская"	81	89	55	33	7
3. Озимая пшеница 0329	67	66	42	16	2
4. „ „ 0648	49	45	24	19	1
5. „ „ „Кооператорка"	29	32	25	11	0
6. Ржано-пшеничный гибрид 434/154	85	83	62	54	2
7. Амфидиплоид 10	68	49	42	13	2
Среднее	65	63	44	23	2

Сопоставляя варианты — естественный день под сеткой, 5 и 15 дней непрерывного освещения, — можно отчетливо видеть, как резко изменяется разница по морозостойкости в зависимости от степени прохождения световой стадии. Наиболее высокую морозостойкость (в среднем около 65%) имеют растения, находившиеся все время на естественном дне, и самую минимальную (около 2%) — при 15 днях непрерывного освещения. Растения, находившиеся в оранжерее 5 дней на непрерывном освещении, дают резкое понижение морозостойкости, которая колеблется у отдельных сортов от 11 до 54%, а в среднем — около 23%. Таким образом 5 дней пребывания в условиях, обеспечивающих интенсивное прохождение световой стадии, — вполне достаточный срок для резких качественных изменений в растениях. В результате этих внутренних изменений растения сильно снижают способность закаливаться и, таким образом, теряют устойчивость против вымерзания.

Теперь нужно несколько остановиться на данных морозостойкости по двум вариантам: 5 и 15 дней на 9-часовом освещении. Эти два варианта, как уже указывалось выше, находились в оранжерее одновременно с двумя вариантами на 24-часовом освещении и служили

как бы вторым контролем для последних. С помощью этих вариантов схемы имелось в виду проконтролировать возможное влияние оранжерейного режима на последующий ход закаливания и морозостойкость



Рис. 2. Рожь через 20 дней после промораживания.
Ящик 1481 — естественный день, под сеткой;
1469 — 5 дней на 9-часовом освещении в оранжерее;
1457 — 5 „ 24

в вариантах с непрерывным освещением. Данные по температуре воздуха под сеткой и в оранжерее, а также длина дня в естественных условиях приводятся в табл. 2 (стр. 358).



Рис. 3. Рожь через 20 дней после промораживания.
Ящик 1481 — естественный день, под сеткой;
„ 1446 — 15 дней на 9-часовом освещении в оранжерее;
1434 — 15 24 „ „

Сопоставление данных по 1 и 2 графам табл. 1 показывает, что морозостойкость растений, находившихся все время под сеткой и 5 дней на 9-часовом освещении в оранжерее, — одинаковая. Разница имеет случайный характер, с колебаниями по сортам в обе стороны. Некоторое уклонение от этого представляет амфидиплоид 10. Он снижает морозостойкость на 19% в варианте «5 дней 9-часового освещения в оранжерее» по сравнению с вариантом «естественный

ТАБЛИЦА 2

Среднесуточные температуры воздуха в естественных условиях и оранжерее и длина дня (1935 г.)

Дата	Температура воздуха		Длина дня	Дата	Температура воздуха		Длина дня
	под сеткой	в оранжерее			под сеткой	в оранжерее	
2/X	7,6	14,1	11 час. 28 мин.	11/X	16,0	22,6	10 час. 48 мин.
3 „	7,9	16,3	„ 24 „	12 „	14,4	24,3	„ 46 „
4 „	8,6	19,3	„ 18 „	13 „	15,7	25,0	„ 42 „
5 „	10,2	21,3	„ 14 „	14 „	10,0	22,0	„ 36 „
6 „	13,4	21,0	„ 12 „	15 „	8,9	18,3	„ 34 „
7 „	13,6	24,5	„ 08 „	16 „	9,4	18,7	„ 30 „
8 „	15,3	24,0	„ 04 „				
9 „	16,8	23,3	10 час. 58 мин.	Среднее			
10 „	15,2	21,0	„ 56 „	за 2—16/X	12,2	21,4	
				„ 1—16/X	12,6	21,8	

день под сеткой». Но, с другой стороны, рожь «Сибирская» дает разницу в 9% в противоположном направлении.

Вариант «15 дней 9-часового освещения в оранжерее» (44%), резко отличаясь по морозостойкости от варианта «15 дней на 24-часовом освещении» (2%), занимает как бы промежуточное место между вариантами «естественный день под сеткой» (65%) и «5 дней на 24-часовом освещении в оранжерее» (23%).

Некоторое снижение морозостойкости в этом варианте (15 дней на 9-часовом освещении) по сравнению с основным контролем мы думаем также объяснить за счет разницы в стадийном развитии, но не за счет временных различий в температуре как факторе закалки.

Данные о длине зачаточного колоса в предыдущем опыте (Шестаков, Смирнова, Попова и Казанский), а также наблюдения в опыте по изучению стадий развития у озимых культур (Шестаков), показывают, что 9-часовой день при соответствующей температуре сильно тормозит прохождение световой стадии, но не задерживает его полностью.

Поэтому те качественные изменения, которые (хотя бы и очень медленно) накоплялись при прохождении световой стадии, оказались достаточными для того, чтобы вызвать количественные изменения в способности к закалке, а следовательно — и морозостойкости сортов.

Таким образом на основании табл. 1 и приведенных по другим опытам данных можно заключить, что морозостойкость сортов озимых культур изменяется по мере прохождения световой стадии. Сорта озимых, приобретая в результате закалки довольно высокую морозостойкость в начале прохождения световой стадии, затем теряют эту способность, а вместе с ней и устойчивость к морозу, постепенно по мере прохождения второй стадии. В конце световой стадии морозостойкость растений падает до минимума.

Возвращаясь к табл. 1 и просматривая ее с точки зрения сортовых различий, нужно отметить ржано-пшеничный гибрид 434/154. Этот гибрид выделяется из числа других сортов тем, что он показывает довольно высокую морозостойкость (54%) даже в варианте «5 дней на 24-часовом освещении в оранжерее», т. е. в начале прохождения световой стадии. У остальных же сортов морозостойкость в этом

случае колеблется в пределах 11—33%. Эта особенность гибрида 434/154 приобретать более высокую, по сравнению с другими сортами, морозостойкость в начале прохождения световой стадии представляет большой интерес как с теоретической, так и практической стороны.

Способность гибрида 434/154 приобретать и удерживать морозостойкость в начале прохождения световой стадии, являясь как бы исключением на фоне общих закономерностей, дает основание предполагать, что среди мирового разнообразия пшениц можно найти формы, у которых эта особенность выражена очень резко. Включая такие формы в скрещивание с сортами, характеризующимися морозостойкостью по первой стадии развития, можно еще больше повысить морозостойкость озимых культур.

II. Изменение проницаемости протоплазмы клеток различных сортов озимых пшениц при прохождении световой стадии

Определение проницаемости протоплазмы клеток было проведено для тканей узла кущения и прилегающих к нему частей после удаления листьев и корневой системы.

Мы решили ограничить исследование проницаемости тканями, входящими в состав узлов кущения, так как исследования Салтыковского (1929), акад. А. А. Рихтер (1927) и др. показали, что морозостойкость именно этих частей обусловливает благополучное перезимование в районах Востока. В качестве метода нами использован, как и в указанных выше аналогичных опытах, электрометрически учитываемый экзоосмоз электролитов из исследуемых частей в дестиллированную воду. Для этого один грамм сырой массы «узлов кущения» помещался в пробирку с 15 см^3 дестиллированной воды (pH=6,0). Пробирки с погруженными в них частями растений находились в течение трех суток при 5—10° С. Опыт показал, что выдерживание растений при более высокой температуре хотя и ускоряет процесс экзоосмоза, но вызывает быстрое загнивание, даже при выдерживании в течение лишь суток.

По истечении указанного срока (3 суток) экзоосмирующие части были удалены из пробирок, а растворы поочередно сливались в сосуд сопротивления прибора Кольрауша; определение сопротивления производилось в омах, которое потом через соответствующие пересчеты и определение емкости сосуда сопротивления давало возможность установить удельную электропроводность раствора. Величина удельной электропроводности, дающая относительное представление о количестве экзоосмировавших электролитов, и является показателем проницаемости: чем больше экзоосмоз, тем, следовательно, больше проницаемость. Для устранения дробного выражения полученного цифрового материала все показатели были умножены на один и тот же множитель (10^5), благодаря чему получены целые числа, облегчающие сравнимость цифровых данных, но не изменяющие соотношение (Декстер). Определению были подвергнуты образцы, взятые из хранилища вскоре после промораживания по схеме, изложенной в связи с описанием опытов по морозостойкости. Полученный цифровой материал приводится в табл. 3 (стр. 361).

Из приведенных цифровых данных можно заключить, что в связи с прохождением световой стадии у различных сортов озимых культур наблюдается повышение проницаемости, что в наших опытах нашло конкретное выражение в увеличении экзоосмировавших электролитов из исследованных тканей в дестиллированную воду.

Повышение проницаемости наблюдается не только при сравнении контрольных показателей с показателями образцов, которые начали проходить («5 дней непрерывного освещения») или были близки к полному прохождению световой стадии («15 дней непрерывного освещения»), но и при сравнении контроля с образцами, которые выдерживались 5 и 15 дней при 9-часовом освещении. Более или менее

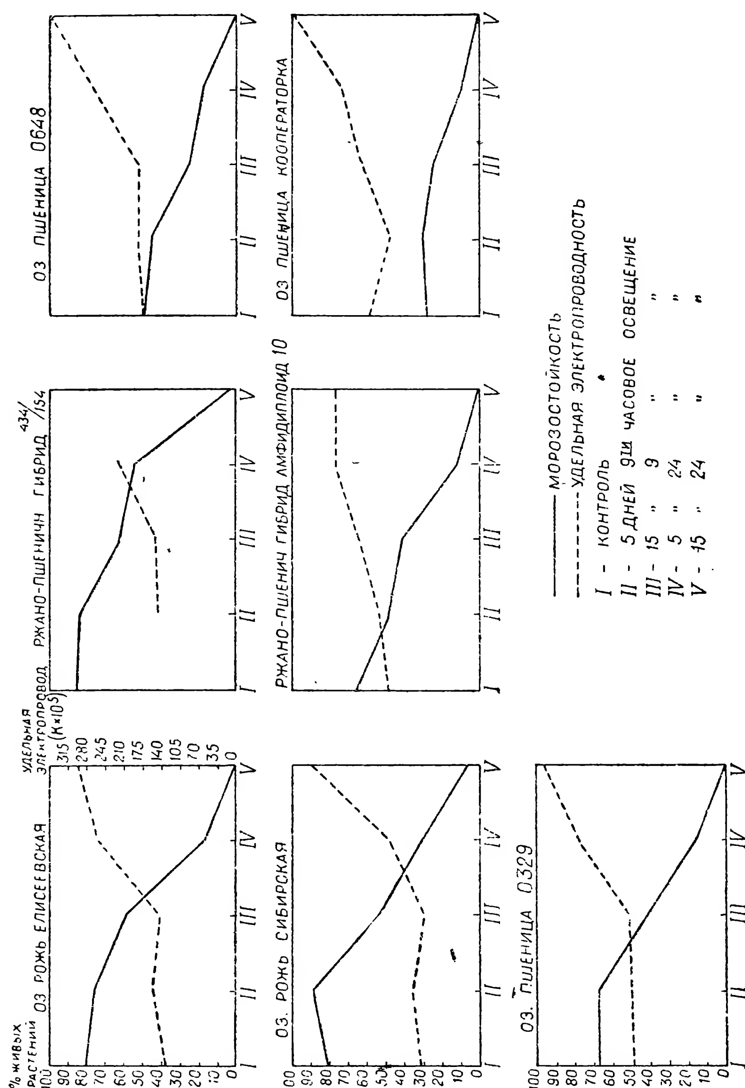


Рис. 4.

График 1. Отрицательная корреляция морозостойкости с проницаемостью протоплазмы клеток у озимых при прохождении световой стадии.

определенные сдвиги в проницаемости протоплазмы начинают проявляться уже в варианте «15 дней 9-часового освещения». За редкими исключениями, по величине проницаемости варианты опыта располагаются в порядке, обратном морозостойкости: «15 дней непрерывного освещения» > «5 дней непрерывного освещения» > «15 дней 9-часового освещения» > «5 дней 9-часового освещения» > «контроль».

Для более наглядного сопоставления изменений морозостойкости и проницаемости протоплазмы клеток у озимых при прохождении световой стадии, мы приводим цифровые данные 1-й и 3-й таблиц

ТАБЛИЦА 3

Удельная электропроводность растворов ($K \times 10^5$), полученных в результате экзоосмоза электролитов из узлов кущения озимых в дестиллированную воду

Сорта	Естественный день под сеткой	Были в оранжерее			
		на 9-часовом освещении		на 24-часовом освещении	
		5 дней	15 дней	5 дней	15 дней
1. Озимая рожь „Елисеевская"	135	159	146	257	300
2. Озимая рожь „Сибирская"	113	127	104	169	318
3. Озимая пшеница 329	169	1°0	193	270	337
4. Ржано-пшеничный гибрид 434/154	—	150	159	216	—
5. Амфидиплоид 10	169	186	225	270	270
6. Озимая пшеница 648	174	193	193	270	—
7. Озимая пшеница „Кооператорка"	207	169	225	257	351

в графическом изображении [см. график 1 (рис. 4) и 2 (рис. 5)]. Просматривая графики по сортам и средним данным, мы считаем возможным сделать следующие заключения.

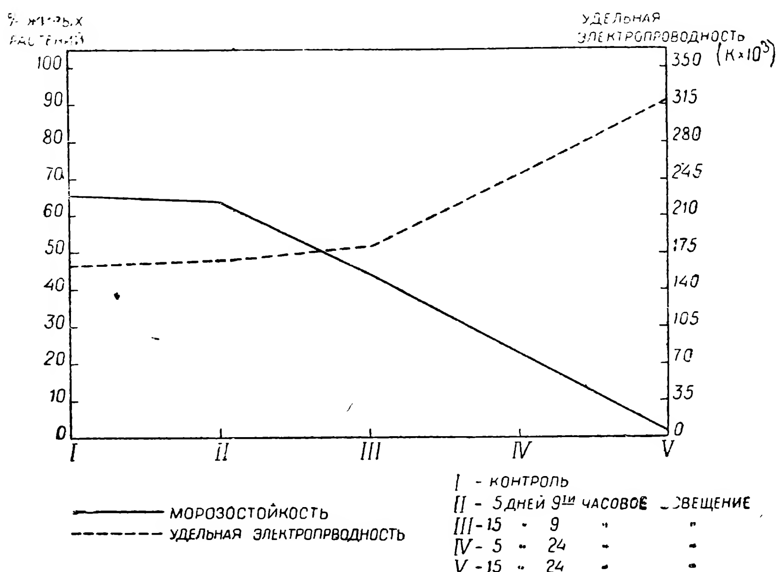


Рис. 5.

График 2. Отрицательная корреляция морозостойкости с проницаемостью протоплазмы клеток у озимых при прохождении световой стадии (в среднем из семи сортов).

1. Между изменениями морозостойкости и проницаемости протоплазмы клеток у озимых злаков при прохождении световой стадии развития существует отрицательная корреляция. В общей форме эта закономерность выступает особенно четко на графике 2 (рис. 5), составленном по средним данным.

2. Амплитуда изменений морозостойкости озимых злаков при прохождении световой стадии значительно больше, чем изменение при тех же условиях проницаемости протоплазмы клеток узла кущения и прилегающих к нему частей.

Общие выводы

1. Изучалась динамика морозостойкости у целого ряда сортов озимых злаков (озимая рожь, озимая пшеница, ржано-пшеничные гибриды) при прохождении световой стадии развития. Данные, полученные методом замораживания в холодильных шкафах растений, находящихся на различных этапах световой стадии, показали, что морозостойкость озимых культур падает довольно быстро по мере прохождения последней.

2. Падение морозостойкости обусловливается соответствующим падением способности растений к температурной закалке. В конечном же счете это падение вызывается изменением биологических свойств протоплазмы клеток.

3. Среди сортов выделяются такие, как ржано-пшеничный гибрид 434/154, которые обладают способностью дольше других удерживать способность к закалке в начале прохождения световой стадии и проявляют при этом довольно высокую устойчивость к морозу.

4. Количественные определения (методом электрометрически учитываемого экзоосмоза) проницаемости протоплазмы клеток узла кущения и прилегающих к нему частей установили, что проницаемость с прохождением озимыми световой стадии развития не остается постоянной, а изменяется в значительных пределах.

5. Между степенью морозостойкости и изменением проницаемости протоплазмы клеток озимых при прохождении световой стадии развития наблюдается высокая отрицательная корреляция. Чем ниже падает морозостойкость сорта, тем больше показатель проницаемости.

В заключение приносим благодарность проф. Н. А. Максимову, за указания и содействие в процессе работы.

Литература

1. Алданов А. Д., Лебедев А. М., Шестаков В. Е., Потапов П. Е. и Сергеев Л. И. Изучение зимостойкости озимых культур. XXV лет Саратовской селекционной станции, стр. 192—196, 1936. — 2. Басарская М. А. О возможности определения стадий в развитии растений. Соц. растениеводство, № 11, 1931. — 3. Васильев И. М. Яровизация озимых и морозостойкость. Социалистическое зерновое хозяйство, № 6, 1934. — 4. Винберг Г. «Проницаемость» и обмен. Успехи совр. биолог., т. V, 1936 г. — 5. Голуш Б. М. Изменение проницаемости плазмы под влиянием температурного воздействия. ДАН СССР, т. II, № 3—4, 1935. — 6. Куперман Ф. Зимостойкость пшениц в свете теории развития растений. Яровизация. Журнал по биологии развития растений, № 2. 1935. — 7. Лысенко Т. Д. Физиология развития растений и вопросы зимостойкости. Доклад на совещании по зимостойкости растений (Одесса, 1933). — 8. Максимов Н. А. Внутренние факторы устойчивости растений к морозу и засухе. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXII, в. I, 1929. — 9. Рихтер А. А. Исследования над холодостойкостью растений. Журн. Оп. Агр. Юго-Востока, т. IV, в. 1—2, 1927. — 10. Рихтер А. А., Ранцан В. и Пеккер М. К вопросу о контроле яровизации. ДАН СССР, № 2, 1933. — 11. Рихтер А. А. Практическое разрешение вопрса диагностики яровизируемого семенного материала. Природа, № 2, 1934. — 12. Салтыковский М. И. По вопросу о зимостойкости озимых хлебов. Журн. Оп. Агр. Ю.-В., т. VII, в. 2, 1929. — 13. Салтыковский М. И. и Сапрыгина Е. С. Холодостойкость озимых хлебов на разных стадиях развития. Докл. Акад. Наук СССР, т. IV, № 1—2,

1935. — 14. Сергеев Л. И. О стойкости растений к низким температурам (печатается). — 15. Сергеев Л. И., Лебедев А. И. и Акифьева А. А. Корреляция морозостойкости со стойкостью к почвенному засолению. ДАН СССР, т. IV, № 3, 1935. — 16. Тимофеева М. Т. Причины гибели озимых злаков в условиях Севера в связи со сроками, способами посева, развитием и закалкой растений. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Сер. III, № 6, 1935. — 17. Тимофеева М. Т. О роли развития и закаливания в зимостойкости с.-х. растений. Социалистическое растениеводство. Серия А, № 15, 1935. — 18. Туманов И. И. Ускоренные методы оценки зимостойкости растений. Теоретические основы селекции растений, т. 1, 1935. — 19. Шестаков В. Е. Морозоустойчивость ржано-пшеничных гибридов в связи со стадиями развития. Журнал «Селекция и семеноводство», № 1, 1935. — 20. Шестаков В. Е., Смирнова А. Д., Попова З. Н. и Казанский В. П. Температурная закалка и накопление углеводов у озимых пшениц при прохождении световой стадии развития. 1936. (Рукопись, сдана в печать). — 21. Arens K. Die kutiküläre Exkretion des Laubblattes. Jahrb. f. wiss. Bot. 80, 1934. — 22. Bělehrádek J. Temperature and living matter. Protoplasma-Monographien; Bd. 8; 1935.—23. Dexter. Salt concentration and reversibility of ice formation as related to the hardiness of winter wheat. Plant Physiology 9, 1934.—24. Kessler W. Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen. Planta. 24, 1935.—25. Sergejev L. I. und Lebedev A. M. Beiträge zu èiner physiologischen Resistenztheorie der Kulturgräsër. Planta, 25, 1936.—26. Strugger S. Practicum der Zelle- und Gewebephysiologie ber Pflanzen. 1935.—27. Шестаков В. Е. и Сергеев Л. И. Изменение проницаемости протоплазмы и динамики морозостойкости у озимых злаков в связи с прохождением световой стадии. ДАН СССР, т. IV, № 1, 1936.

V. E. SHESTAKOV and L. J. SERGEEV

Variations in frost resistancy and the properties of the cell protoplasm in winter wheats during the photo-stage

Conclusions

1. The dynamics of frost resistancy in a number of winter *Gramineae* (winter rye, winter wheat, rye-wheat hybrids) during the photo-stage of their development was studied. The data obtained by the method of freezing the plants in a refrigerator at different periods of the photo-stage showed that frost resistance decreased rather rapidly as the stage progressed.

2. The decrease of frost resistancy is due to a corresponding decrease in the faculty of the plants to harden against temperature, the ultimate result of this decrease consisting in an alteration of the biological properties of the cell protoplasm.

3. Some of the investigated plants as e. g. the rye-wheat hybrid 434/154 were conspicious for their capability to harden in the beginning of the photo-stage showing at the same time a high degree of frost resistancy.

4. Quantitative determination (by the method of electrometric determination of the exoosmose) of the permeability of the protoplasm in the cells of the tillering node and the adjoining areas showed that permeability in the winter crops considerably varied during the photo-stage.

5. Between the degree of frost resistancy and the variation in the permeability of the cell protoplasm during the photo-stage of development there exists a negative correlation. The lower frost resistancy falls the higher is the permeability exponent.

ТОМ 22 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1937 № 4
TOME 22 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1937 № 4

В. Г. АЛЕКСАНДРОВ

О строении покровов зерновки злака

(Обзор работ, показывающих развитие наших сведений по анатомии зерновки)
С 6 рисунками

Несомненно, что повышение наших знаний той или другой культуры обогащает нас в отношении овладения этой культурой для достижения все бо́льших и бо́льших урожаев. Для совершенного освоения каждой культуры необходимы сведения о различных особенностях ее жизни и строения. Но, помимо получения высокого урожая, важно уметь полностью использовать его, извлечь из него все возможное для пищевой или технологической промышленности. Например в отношении зерновых злаков проблема мукомольных свойств и степени вымалываемости зерна имеет актуальнейшее значение.

Известно, что особенности строения плодовой оболочки различных сортов пшеницы, как твердых, так и мягких, весьма ощутимо отражаются на вымалываемости зерновки, а также на ряде свойств отрубей. Поэтому знакомство с деталями строения покровов зерновки наших стандартных сортов может дать указания для производства помола.

Особенности строения покровов зерновки, являясь в значительной мере отражением физиологических свойств этого своеобразного плода, несомненно находятся в более или менее тесной связи со свойствами эндосперма. Следовательно структура покровов зерновки может в некоторой степени предопределять не только мукомольные, но и хлебопекарные качества урожая зерна.

Но особенно важное значение покровы зерновки злака имеют при прорастании, обусловливая ту или другую легкость и скорость последнего, в особенности в начальных стадиях его, столь ответственных при яровизации.

Не менее велико значение строения покровов и для успешности применения различных приемов протравливания посевного материала.

Итак, физиологическое и практически-хозяйственное значение покровов зерновки злаков настолько велико, что проследить историю развития хотя бы некоторых этапов наших знаний об этой существенной части плода злака полезно.

В связи с тем, что автором настоящего обзора предпринято, совместно с коллективом Анатомической Лаборатории ВИР, исследование строения зерновок различных культурных злаков, необходимо было ознакомиться с литературой. Естественно, что литература по анатомии зерновок злаков, в особенности наиболее ценных для культуры пшеницы, ячменя, ржи и пр., очень обширна. Поэтому мы ограничиваемся обзором работ только по строению покровов зерновки, выбрав для обзора лишь наиболее, по нашему мнению, ценные или в отношении

истории развития наших взглядов на структуру покровов, или вскрывающие новые, интересные с практической точки зрения, детали структуры. Исчерпывающего значения наш обзор отнюдь не имеет.

Так как автор обзора лично участвует в разработке затрагиваемых обзором вопросов, то в заключение приводится изложение результатов законченных исследований автора с сотрудниками.

Среди всех зерновых злаков первое место, несомненно, принадлежит пшенице. Поэтому к пшенице, в соответствии с ее громадным значением, следует отнестись с наибольшим вниманием. Наш обзор концентрируется преимущественно в комплексе тех исследований, которые дают возможность полнее и глубже понять строение покровов зерновки пшеницы.

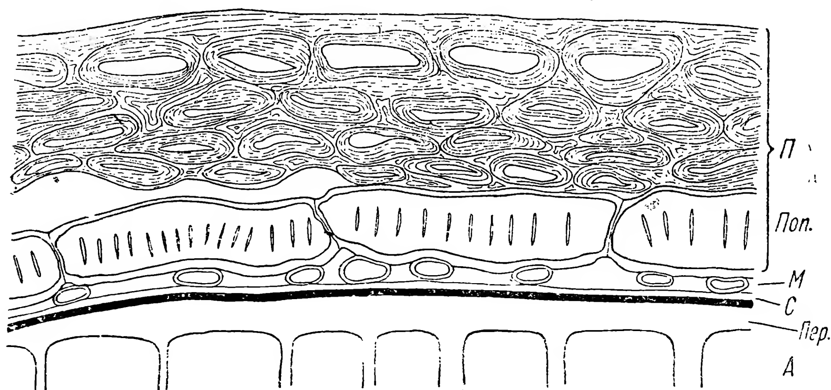


Рис. 1. Фрагмент периферии разреза средней части зерновки сорта твердой пшеницы Гордеиформе 432. Спинная сторона. Отложения полуклетчатки выражены хорошо. *П* — перикарпий целиком (плодовая оболочка); *Поп.* — поперечные клетки (эпидермис внутренней стороны перикарпия); *М* — мешковидные клетки (остаток наружного слоя клеток наружного интегумента семяпочки); *С* — семянная кожура (спермодерма, остаток внутреннего интегумента семяпочки); *Пер.* — перисперм (остаток ткани нуцеллюса); *А* — алейроновый слой (наружный слой эндосперма).

Хотя строение покровов зерновки злаков в общих чертах известно, мы считаем полезным перед обзором продемонстрировать, из каких основных компонентов слагаются покровы.

Для этого воспользуемся поперечным разрезом зерновки одного из стандартных сортов твердых пшениц Гордеиформе 432. Разрез произведен через середину зерновки, рисунок срисован со спинной стороны разреза (рис. 1. Все рисунки для обзора выполнены О. Г. Александровой). Почему имеет значение точное указание того участка зерновки, с которого сделан рисунок при исследовании, будет показано разбором нескольких работ, включенных в наш обзор.

Обратимся к рис. 1.

В состав покровов зерновки входят: плодовая оболочка (перикарпий) и семенная кожура (теста или спермодерма). Кроме того, некоторые исследователи к числу покровов причисляют также остатки ткани ядра семяпочки (нуцеллюса), одна из клеток которого диференцировалась в зародышевый мешок. Этот остаток носит название перисперма.

Посмотрим, как представлены все три компонента покровов на нашем рисунке, изображающем состояние покровов вполне зрелой и сухой зерновки.

истории развития наших взглядов на структуру покровов, или вскрывающие новые, интересные с практической точки зрения, детали структуры. Исчерпывающего значения наш обзор отнюдь не имеет.

Так как автор обзора лично участвует в разработке затрагиваемых обзором вопросов, то в заключение приводится изложение результатов законченных исследований автора с сотрудниками.

Среди всех зерновых злаков первое место, несомненно, принадлежит пшенице. Поэтому к пшенице, в соответствии с ее громадным значением, следует отнестись с наибольшим вниманием. Наш обзор концентрируется преимущественно в комплексе тех исследований, которые дают возможность полнее и глубже понять строение покровов зерновки пшеницы.

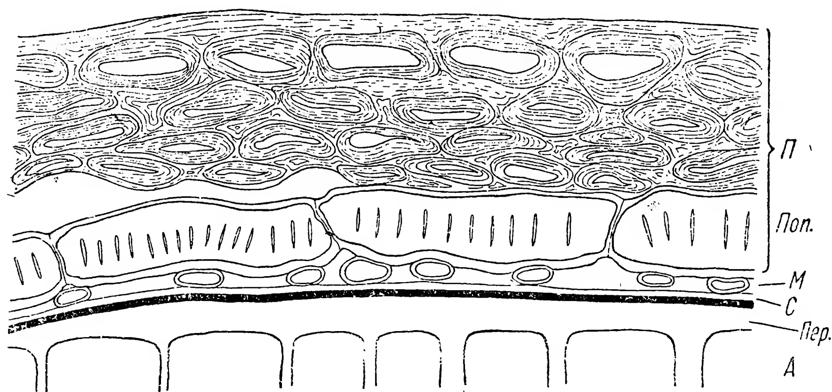


Рис. 1. Фрагмент периферии разреза средней части зерновки сорта твердой пшеницы Гордеиформе 432. Спинная сторона. Отложения полуклетчатки выражены хорошо. *П* — перикарпий целиком (плодовая оболочка); *Поп.* — поперечные клетки (эпидермис внутренней стороны перикарпия); *М* — мешковидные клетки (остаток наружного слоя клеток наружного интегумента семяпочки); *С* — семянная кожура (спермодерма, остаток внутреннего интегумента семяпочки); *Пер.* — перисперм (остаток ткани нуцеллюса); *А* — алейроновый слой (наружный слой эндосперма).

Хотя строение покровов зерновки злаков в общих чертах известно, мы считаем полезным перед обзором продемонстрировать, из каких основных компонентов слагаются покровы.

Для этого воспользуемся поперечным разрезом зерновки одного из стандартных сортов твердых пшениц Гордеиформе 432. Разрез произведен через середину зерновки, рисунок срисован со спинной стороны разреза (рис. 1. Все рисунки для обзора выполнены О. Г. Александровой). Почему имеет значение точное указание того участка зерновки, с которого сделан рисунок при исследовании, будет показано разбором нескольких работ, включенных в наш обзор.

Обратимся к рис. 1.

В состав покровов зерновки входят: плодовая оболочка (перикарпий) и семенная кожура (теста или спермодерма). Кроме того, некоторые исследователи к числу покровов причисляют также остатки ткани ядра семяпочки (нуцеллюса), одна из клеток которого диференцировалась в зародышевый мешок. Этот остаток носит название перисперма.

Посмотрим, как представлены все три компонента покровов на нашем рисунке, изображающем состояние покровов вполне зрелой и сухой зерновки.

изучении строения зерновки пшеницы, что зерновка состоит из двух основных частей — перикарпия и собственно семени.

Из планомерных обширных исследований, посвященных специально злакам, должно быть в первую очередь отмечено исследование Новацкого (Nowacki), 1870. Ознакомление с зерновкой злаков

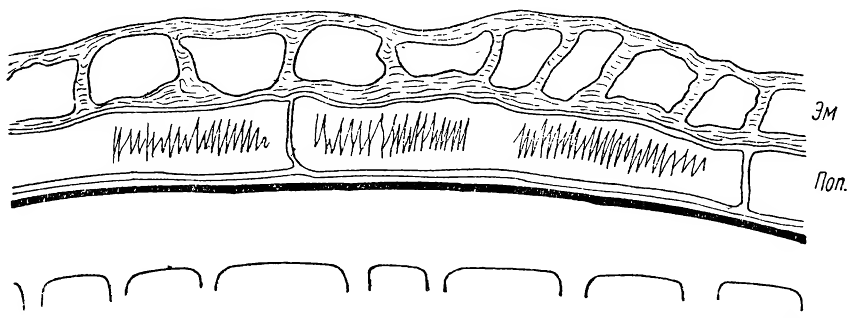


Рис. 2 Фрагмент периферии разреза средней части зерновки эндемичной «Спельта» (*Tr. Spelta L.*). Боковая сторона, ближе к брюшной стороне. Сильная редукция перикарпия, состоящего только из наружного и внутреннего эпидермисов. Мешковидные клетки отсутствуют.

Новацкий начал изучением строения завязи и семяпочки и тех изменений, которые происходят в тканях их при превращении в плод — зерновку. Прежде всего Новацкий отмечает на наружном эпидермисе завязи присутствие многочисленных устьиц. Как особенность роста зерновки Новацкий отмечает особенно сильное разрастание участков, ближайших к бороздке. Что касается интегументов, то

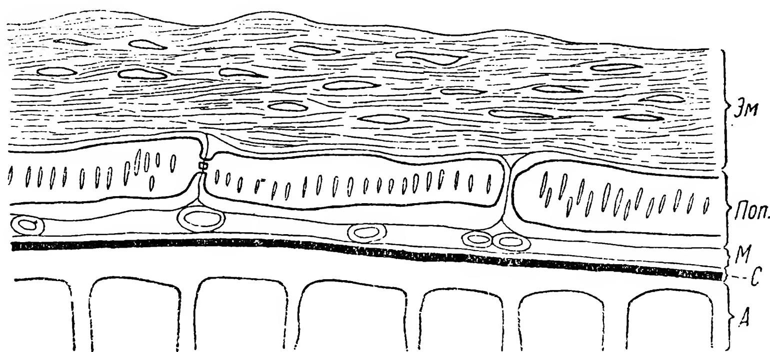


Рис. 3. Фрагмент периферии разреза средней части зерновки эндемической мягкой пшеницы Афганистана. Спинная сторона. Анатомические элементы эпимезокарпия слились в одну общую бесструктурную массу со щелевидными остатками полостей клеток.

наружный интегумент, который с самого начала обнаруживает очень нежную структуру, скоро после оплодотворения сжимается и разрушается, внутренний же интегумент, напротив, сохраняется. Оба слоя клеток, из которых состоит внутренний интегумент, следуя разрастанию эндосперма, сильно вытягиваются в длину и сильно сплющиваются под влиянием давления, производимого изнутри разрастающимся эндоспермом. Содержимое клеток внутреннего интегумента, в ранней стадии развития зерновки обнаруживающее присутствие крахмальных зерен, вскоре буреет и при большом увеличении имеет

вид зернистой массы. Позднее исчезает и это содержимое. Затем в оболочках внутреннего слоя клеток интегумента появляется пигмент, интенсивность которого по мере дальнейшего хода развития зерновки все усиливается. Меняется и окраска пигмента: из желтого он становится желто-бурым или красно-бурым.

Такой же пигмент появляется и в клетках места прикрепления развивающегося зародыша к плодовой оболочке (Anheftungsstelle), причем развитие пигментации распространяется от сосудистого пучка, усиливаясь по направлению к полости завязи и, впоследствии,— плода.

Оболочки наружного слоя клеток внутреннего интегумента в большинстве случаев бывают неокрашенными.

В клетках стенок молодой завязи находится крахмал. Но почти одновременно с появлением крахмала в эндосперме скопления крахмала в стенках завязи начинают постепенно уменьшаться, пока, наконец, совершенно не исчезнут. «Поэтому возможно, — добавляет Новацкий, — предположить, что крахмал из стенок завязи переходит в эндосперм». Это предположение подкрепляется еще тем фактом, что часть клеток стенки завязи, и в особенности те клетки, которые непосредственно примыкают к внутреннему, содержащему хлорофилл, слою клеток, после эвакуирования из них крахмала полностью разрушаются, растворяются или сильнейшим образом сплющиваются. В результате в перикарпии (плодовой оболочке) зерновки остается от довольно большого числа слоев клеток завязи всего 3—6 слоев клеток. Оставшиеся клетки перикарпия утолщаются, на них выделяются поры. Утолщения прежде всего появляются в клетках наружного эпидермиса перикарпия и в клетках слоя, непосредственно примыкающего к эпидермису. Впоследствии образуются утолщения и в так называемых поперечных клетках, образовавшихся из клеток хлорофиллоносного слоя. Утолщения возникают по мере исчезновения хлорофилла. Собственно внутренний эпидермис стенки завязи мало принимает участия в утолщении перикарпия, так как его клетки рано отрываются друг от друга, а на некоторых местах даже полностью разрушаются.

В связи со сравнительно поздним исчезновением хлорофилла из будущих поперечных клеток перикарпия зерновки, цвет зерновки, в ранней стадии молочной спелости белый, позднее становится зеленым, переходя в зрелой зерновке в бурый. До тех пор, пока в наружных слоях клеток перикарпия много крахмала и крахмал закрывает более или менее плотной массой хлорофиллоносный слой, цвет зерновки беловатый. С исчезновением крахмала и облитерацией ряда слоев клеток перикарпия становится видимым хлорофиллоносный слой, просвечивающий сквозь опустошенную и утончившуюся наружную часть перикарпия. Зерновка приобретает зеленый оттенок. После того как разрушится хлорофилл, молодая зерновка начинает желтеть.

Диференциация клеток покровов зерновки заканчивается к моменту исчезновения хлорофилла из будущих поперечных клеток. Оболочки некоторых клеток перикарпия не только утолщаются, но и одревесневают. Одревеснение наружных слоев клеток перикарпия начинается очень рано, еще до молочной спелости.

Толщина стенки завязи при превращении ее в плодовую оболочку не только относительно, но также и абсолютно уменьшается.

Как видно из вышеизложенного, уже Новацкий весьма детально исследовал основной ход изменений, происходящий в покровах зерновки пшеницы в период ее развития и созревания.

Другой столь же обстоятельный и наиболее часто цитируемый исследователь Куделька (Kudelka), 1875, в отношении изложения истории развития строения покровов зерновки культурных злаков в общем только лишь дополняет картину, развернутую исследованиями Новацкого над пшеницей, добавляя, кроме того, наблюдения над рожью и кукурузой.

Обратив особое внимание на клетки хлорофиллоносного слоя, превращающиеся в поперечные клетки зрелой зерновки, Куделька отмечает, что хлорофилловые зерна в этих клетках отличаются своей крупностью и как бы состоят из отдельных мелких зернышек, из которых каждое содержит, в свою очередь, зерно крахмала. К периоду желтой спелости образовавшиеся таким путем сложные крахмальные зерна распадаются на простые. Переход от желтой спелости к вполне зрелой зерновке сопровождается разрушением различных слоев покровов. В поперечных клетках от содержимого их нередко остается лишь небольшое желтоватое округлое или неправильной формы тело, которое Куделька считает остатком протоплазмы.

В разделе, посвященном специально пшенице, обращает внимание замечание Куделька относительно залегания сосудистого пучка, идущего в ткани дна бороздки. Этот пучок кончается не острым структурно затухающим постепенно концом, но плоско, располагаясь в одной плоскости с интегументами. Клетки алейронового слоя также расположены по обеим сторонам конца сосудистого пучка, оставляя в промежутке небольшое воздухоносное пространство.

У так называемых голозерных пшениц — *Triticum vulgare*, *Tr. durum*, *Tr. turgidum* и *Tr. polonicum* — в строении покровов зерновки не обнаруживается заметного различия. Но у *Triticum spelta*, *Tr. dicoccum* и *Tr. monococcum* (пленчатые пшеницы) паренхима перикарпия развита слабее, чем у голозерных пшениц.

Плодовая и семянная оболчки зерновки сильнее выражены в зерновках тех видов, у которых зерновки по созревании легко выпадают из чешуй (Spelze), чем у видов, зерновки которых также и после созревания более или менее плотно облечены чешуями (пленчатые пшеницы).

Разрушение клеток ткани стенки завязи, мезофилла ее, начинается от хлорофиллоносного слоя, распространяясь по направлению к наружному эпидермису. Куделька описывает также в кратких чертах разрушение и растворение клеток ткани нуцеллюса. От последнего остается только эпидермис, прижатый к семянной кожуре.

Следующей по времени значительной работой по развитию зерновки является работа Трю (True), 1893.

Трю с особой подробностью исследовал развитие зерновки кукурузы и пшеницы. Из результатов исследования Трю должно быть отмечено прежде всего обнаружение им кутикулярных пленок, существующих между различными слоями тканей или, лучше, частей как семяпочки с завязью, так и зрелой зерновки. Например эпидермис остатков нуцеллярной ткани (перисперм) имеет довольно сильно кутинизированную наружную стенку.

В обширном исследовании Герэна (Guérin), 1899, над развитием покровов зерновки почти всех групп злаков обращено особое внимание на разрушение и растворение слоев клеток стенки завязи при превращении ее в перикарпий. В завязи различных пшениц имеется от 10 до 25 слоев клеток. После оплодотворения наступает довольно быстрое растворение клеток мезофилла, начиная от хлорофиллоносного слоя, по направлению кнаружи. Процесс растворения захватывает

и клетки внутреннего эпидермиса. Исчезновение клеток внутреннего эпидермиса особенно резко выражено в месте прикрепления семени к оболочке плода. Эпидермальные клетки нуцеллюса вследствие давления, производимого разрастающимся эндоспермом, сильно модифицируются, становятся четырехугольными, наружная и внутренняя стенки их значительно утолщаются, клеточная полость таких клеток почти исчезает.

В зрелой зерновке перикарпий состоит из 5—6 слоев, включая слой поперечных клеток и прерывистый слой клеток внутреннего эпидермиса. Семянная кожура состоит из двух плотно склеенных слоев остатков клеток внутреннего интегумента, содержащих бурый или желтоватый пигмент. Остаток нуцеллюса имеет вид гиалиновой полосы с трудно различимой структурой.

У различных видов пшениц, изученных Герэном, структура покровов зерновки в общих чертах такая же, как и у более подробно исследованной *Tr. polonicum*. Но у некоторых форм (например у *Tr. monococcum*) непосредственно к наружному эпидермису примыкает слой поперечных клеток. Прочие клетки мезокарпия, обычно существующие в количестве 2—3 слоев у других форм пшениц, в зерновке однозернянки разрушаются.

По Герэну наиболее заметное различие между различными формами пшениц выявлено в морфологии поперечных клеток, именно в ширине их и в толщине оболочки.

Интегумент у пшениц всегда состоит только из двух слоев клеток. Наружный интегумент всегда весьма рано разрушается.

Весьма обстоятельное и полное описание общего строения покровов зерновки пшеницы дано в атласе Чирха и Естерле (Tschirch und Oesterle), 1900.

Исследование Комара (1916) предпринято для выяснения того, существуют ли различия в строении зерновок двух разновидностей одного и того же вида пшеницы — *Tr. vulgare*: v. *albidum* и v. *erythrospermum*. Для анатомического исследования Комар выбрал стекловидные зерновки обеих разновидностей.

Исследование установило, что в общем клетки тканей перикарпия и семянной кожуры у v. *erythrospermum* крупнее, чем у v. *albidum*. Кроме того Комаром отчетливо показано варьирование размеров клеток одной и той же ткани в различных местах зерновки. Например так называемые поперечные клетки на щечках зерновки около бороздки крупнее, чем на спинной стороне.

Клетки внутреннего эпидермиса перикарпия (так называемые мешковидные или змеевидные клетки) расположены в зерновке неравномерно. В покровах зрелой зерновки мешковидные клетки имеются только на спинной части, т. е. на стороне, где прикреплен зародыш, и на обоих концах зерновки. По бокам и на брюшной стороне зерновки у исследованных Комаром разновидностей пшениц мешковидных клеток не имелось.

У v. *erythrospermum* клетки интегумента значительно крупнее и оболочки их толще, чем у v. *albidum*.

Для понимания деталей структуры покровов зерновки и морфологического значения этих деталей имеет большое значение исследование Коллинса (Collins), 1918, над системой покровов зерновки ячменя.

Коллинс исследовал структуру покровов зерновки ячменя для выяснения тех путей, по которым проникает вода в зерновку при ее прорастании.

Коллинс обратил особое внимание на сложность структуры покровов зерновки в районе бороздки. По Коллинсу бороздка зерновки злака соответствует по своему положению и распространению вытянутому халазальному пути, через который различные питательные и запасные вещества идут из сосудистой системы стенки завязи к клеткам эндосперма. Ткани перикарпа и семяпочки зерновки находятся в тесном единении. Поэтому длинный тяж тканей бороздки может быть рассматриваем как базальная часть семяпочки, т. е. как разросшаяся в длину халаза. От боковых сторон этого халазального тяжа начинаются интегументы. Коллинс даже находит, что вся комбинация тканей в бороздке зерновки злака очень напоминает распределение такого же морфологического значения тканей у *Lepidocarpon* и *Lepidostrobus*, ископаемых форм.

Со стороны стенки семяпочки, около сосудистого пучка, располагаясь непосредственно между местами отхождения интегументов, находится группа клеток железистого характера с несколько утолщенными оболочками и желтоватым гомогенным содержимым. В зрелой зерновке это однородное содержимое клеток обнаруживает признаки маслянистого вещества. От описываемой группы клеток со столь отличающимся от прочих клеток содержимым в незрелой зерновке тянется по направлению к центру зерновки снопообразно рассыпающийся пучок вытянутых клеток, которые, по предположению Коллинса, служат для распределения питательных и запасных веществ, предназначенных для эндосперма. В зрелой зерновке эти клетки имеют вид более или менее плотной массы клеточных оболочек, сжатых друг с другом вследствие облитерирования клеточных полостей.

Снопообразно собранные группы клеток нередко распределяются по двум направлениям, в соответствии с двумя половинками эндосперма, располагающимися по обеим сторонам бороздки.

Эпидермис нуцеллюса различим по всей поверхности зерновки в непосредственной близи к интегументу, но в области халазального тяжа следов нуцеллярной ткани не наблюдается. Следовательно нуцеллюс, подобно интегументу, в области халазы прерывается.

Затем Коллинс обращает внимание и описывает еще одно образование, которое он называет эмбриональным придатком (embryonic appendage). Эмбриональный придаток есть группа клеток, образующих верхушку корневого чехлика, которая расположена непосредственно под микропиле, создавая реальный контакт между зародышем и интегументом. Клетки эмбрионального придатка отличаются от собственно клеток корневого чехлика тем, что в зрелой зерновке они не имеют содержимого и способны очень быстро набухать при доступе к ним воды. Хотя происхождение этой группы клеток и не было автором прослежено с достаточной полнотой, но автор полагает, что она представляет собой группу клеток суспензора.

Помимо анатомического анализа покровов зерновки ячменя Коллинс исследует их также микрохимически. Как общий результат микрохимического исследования Коллинса является подчеркнутое выделение в покровах зерновки трех кутикулярных пленок. Первая пленка покрывает клетки наружного эпидермиса перикарпия, вторая — наружную, т. е. обращенную в сторону перикарпия поверхность интегумента, третья — внутреннюю поверхность интегумента, обращенную к перисперму.

Изучение поперечных срезов зерновки на различных уровнях между базальным и апикальным концами ее показало, что кутинизи-

рованные перепонки непрерывны вокруг наибольшей части зерновки. Обе перепонки интегумента прерываются в группе клеток, расположенных в районе бороздки.

Так как в базальной части зрелой зерновки нет возможности с достаточной отчетливостью проследить расположение кутинизированных перепонок интегумента, то Коллинс обратился к исследованию в этом отношении незрелых зерновок. Срезы через семяпочку в различных стадиях формирования зерновки показали, что поверхности наружной и внутренней сторон интегумента кутинизированы даже в очень ранней стадии развития. На этих срезах видно, что кутинизированные пленки полностью облекают семяпочку, за исключением лишь микропиле и халазального тяжа.

В итоге вся система покровов зерновки кажется исключительно хорошо приспособленной к поглощению и проведению воды к тем местам, где она легче всего проникает в семя.

Специальные исследования Коллинса над проницаемостью различных растворов в зерновки не только ячменя, но и овса и пшеницы показали, что лишь незначительная часть воды, поглощенной зерновкой, проникает через общую поверхность ее. Проникновение воды в наибольшей массе своей происходит через специальное отверстие, расположенное в зародышевом конце зерновки, микропилярное. В этом районе создается структура, обнаруживающая свойства замечательной избирательной проницаемости. Эта структурная система, содержащая в основе своей эмбриональный придаток, упирающийся в микропилярное отверстие, задерживает минеральные кислоты и большинство солей, тогда как вода через такую систему проходит легко.

Результаты анатомических исследований Коллинса, сочетанных с экспериментами физиологического характера, с достаточной очевидностью показывают, какое большое значение имеют различные детали в строении покровов зерновки для напитывания их водой и проникновения различных веществ, применяемых при протравливании посевного материала.

Как известно, методика яровизирования тесно связана с напитыванием зерновок злаков водой, необходимым для начинающегося прорастания (проклевывания). Во многих случаях процесс яровизирования бывает связан с начинающимся прорастанием. Поэтому изучение строения покровов зерновки, в особенности в том месте ее, где расположен зародыш, приобретает особый интерес, имеющий не только теоретическое, но и большое практическое значение.

Исследования Гаррингтона и Крокера (Harrington and Crocker) (1923) тоже внесли существенные дополнения для понимания структуры системы покровов зерновки злака. Они исследовали зерновку джонсоновской травы.

В связи с тем, что зерновки джонсоновской травы, *Sorghum halepense* Pers., требуют для прорастания или периода покоя некоторой более или менее определенной продолжительности или специальной обработки зерновок, а зерновки судановой травы, *Sorghum sudanense* (Piper) Stapf, наоборот, прорастают очень быстро и без специальной обработки, авторы предприняли сравнительное анатомическое и физиологическое изучение зерновок обоих видов.

Прорастание зерновок джонсоновской травы ускоряется нарушением целости плодовой оболочки (перикарпия) и интегумента (семянной кожуры) путем обработки зерновок крепкой серной кислотой. Несомненно этим приемом повышается степень проницаемости си-

стемы покровов зерновки для воды. Следовательно покровы зерновки джонсоновской травы значительно менее проницаемы для воды, чем покровы зерновок судановой травы.

Какие же структурные особенности системы покровов зерновок обусловливают столь различную степень проницаемости их, создавая различия в физиологических свойствах зерновок обоих видов?

Перикарпий джонсоновской травы состоит из нескольких слоев клеток, из которых ясно различимы лишь наружный и внутренний эпидермисы. Ткань, расположенная между эпидермисами (мезокарп), состоит из тонкостенных, сильно сжатых друг с другом клеток. Лишь только местами и с неправильными интервалами встречаются в этой ткани узкие полости клеток и межклеточные пространства.

Ткань интегумента на стороне зерновок, где расположен зародыш, состоит из одного различимого слоя клеток. Непрерывность интегумента нарушается там, где зерновка прикрепляется к ножке, несущей зерновку. Место прикрепления зерновки к ножке называется рубчиком (hilum). Клетки интегумента крупнее клеток перикарпия того же самого места зерновки. Внутренняя и боковые стенки оболочек клеток интегумента в районе зародыша очень толстые и плотные, темно-бурого цвета. Наружная стенка немного тоньше и, повидимому, не так плотна, как внутренняя и боковые, кроме того нередко вдавливается в полость клетки. Полость клеток интегумента обычно густо заполнена зернистой, слегка бурой или желтоватой массой. По направлению к верхней части зародыша клетки интегумента, расположенные над зародышем, увеличиваются в размерах, а также утолщается внутренняя стенка их оболочки. Но выше района зародыша интегумент становится очень тонким и светлоокрашенным. Еще тоньше ткань интегумента на стороне зерновки, противоположной зародышу. Авторы называют эту сторону зерновки эндоспермовой, в противоположность другой — зародышевой.

Итак, строение интегумента в районе зародыша несколько иное, нежели вне области зародыша.

Около микропилярного отверстия интегумент состоит из двух слоев довольно крупных клеток, но относительные размеры клеток этих двух слоев неодинаковы. Клетки наружного слоя, примыкающего к перикарпию, мельче, чем клетки внутреннего слоя, примыкающего к эндосперму. Около микропиле алейронового слоя нет.

Если место, по которому зерновка была отломлена от несущей ее ножки, имеет неправильные очертания, то можно бывает различить, что к перикарпию подходит группа трахеид с лестничными утолщениями стенок. Из этих трахеид лишь немногие распространяются на короткое расстояние по направлению к бороздке.

Постоянным признаком системы трахеид, поднимающейся из ножки в зерновку, является расщепление ее на две ветки. Одна из веток трахеидного тяжа резко кончается в узле, образуемом местом соединения базиса зерновки с ножкой, но незначительное число трахеидных анатомических элементов тянется по направлению к микропиле. Вторая ветвь трахеидного тяжа отчленяет от себя ряды трахеид, распространяющиеся над рубчиком (hilum). Но эти трахеиды редко достигают больше одной трети диаметра округлого места, занятого рубчиком. Вследствие этого вся ткань перикарпия, расположенная по соседству с рубчиком, совершенно лишена сосудистых элементов.

Но так как в зерновке злака семя нигде не отделяется от перикарпия (стенки плода), то, конечно, настоящего рубчика, образующегося обычно в месте отчленения кожуры семени (интегументов) от

семяножки (фуникулуса), в зерновке нет. Ножка, несущая зерновку, должна быть отождествляема с плодоножкой, семяножка, вследствие повсеместного срастания семянной кожуры со стенкой плода, в зерновке отсутствует.

Итак, в зрелой зерновке джонсоновской травы округлое пространство так называемого рубчика почти совсем не содержит сосудистых элементов, идущих от сосудистого пучка ножки и наружных слоев перикарпия, расположенных около рубчикового пространства. Все это пространство заполнено паренхимной тканью, непосредственно связанной с перикарпием и сливающейся с тканью внутреннего интегумента. Эту паренхимную ткань авторы называют закрывающей тканью (closing tissue). Весь комплекс такой ткани сильно пигментируется в течение процесса созревания зерновки и в зрелой зерновке имеет черный цвет, образуя своеобразное подобие пробки, исключительно противостоящей действию не только жавелевой воды, но и хромовой кислоты. Описываемая пигментированная зона, повидимому, обладает избирательной проницаемостью.

В светлых (белых) зерновках судановой травы интегумент развит плохо, иногда почти совсем отсутствует, и слабо пигментирован. У джонсоновской травы, совершенно не имеющей белозерных форм, интегумент всегда присутствует и сравнительно хорошо развит. Повидимому и в этом случае окраска зерновки обусловлена преимущественно пигментацией внутреннего интегумента.

Специальными опытами авторы показали, что неокрашенные зерновки судановой травы набухают в воде быстрее, нежели пигментированные.

Микрохимический анализ обнаружил в клетках наружного эпидермиса перикарпия джонсоновской травы присутствие железа, отсутствующего в клетках той же ткани судановой травы. Суберизация клеточных оболочек перикарпа у судановой травы выражена слабее, но пектиновые вещества более обильны, нежели у джонсоновской травы.

Состав оболочек клеток внутреннего интегумента в зерновках обеих трав тоже несколько различен. У судановой травы внутренние слои оболочек преимущественно состоят из гемицеллюлез, снаружи же оболочки суберизированы. У джонсоновской травы наружные слои оболочек клеток интегумента состоят из несколько суберизированной целлюлезы, а внутренние слои помимо суберина пропитаны веществом жирного характера. Такого же состава и оболочки закрывающей ткани. Вообще количество жироподобного вещества как в оболочках клеток, так и в содержимом клеток у джонсоновской травы значительно больше, нежели у судановой травы.

Кроме того, все слои перикарпия и интегумента зерновок обоих видов содержат таннин, но у джонсоновской травы таннина больше, чем у судановой травы.

Сопоставляя различия в химизме клеточных оболочек перикарпия и интегумента джонсоновской травы и судановой травы, можно понять, почему зерновки судановой травы набухают в воде и прорастают быстрее зерновок джонсоновской травы.

Исследования Пег, Джогэн и Диксон (Pugh, Johann and Dickson, 1932) прекрасно дополняют исследования предшествующего им ряда исследователей над зерновками различных злаков. Пег, Джогэн и Диксон исследовали зерновки пшениц, обратив особое внимание на структуру интегумента и на развитие пигментации его.

Еще в развивающейся зерновке пшеницы внутренний интегумент отчетливо окрашивается суданом III. С наружной и внутренней сторон ткани интегумента от действия судана выявляется по очень тонкой красноокрашенной пленке. Толщина этих пленок с обеих сторон интегумента вначале бывает одинакова. Вскоре, однако, перепонка наружной стороны начинает быстро утолщаться, а на внутренней остается настолько тонкой, что в зрелой зерновке даже может быть незамеченной. Окрашиваемость от судана III, и плохая растворимость в крепкой серной кислоте (72%) указывают на присутствие в этих пленках суберино- или кутиноподобных соединений.

По мере хода развития интегумента, состоящего в молодой зерновке из двух слоев клеток, содержимое клеток наружного слоя, обращенного к перикарпию, исчезает, разрушаясь; сами клетки сплющиваются. В то же самое время содержимое клеток внутреннего слоя собирается в комки, в которых вначале различимы мелкие шаровидные образования, но затем все содержимое принимает вид восковидной или маслянистой массы, по виду более или менее гомогенной, золотистого или золотисто-бурого цвета. Оболочки таких клеток тоже приобретают бурую окраску.

При окончательном созревании зерновки остатки двух слоев клеток внутреннего интегумента сдавливаются в непрерывную узкую золотисто-бурую перепонку.

Так же как и в зерновке ячменя, строение покровов которой было подробно описано Коллинсом, семянная кожура облекает семя пшеницы со всех сторон, исключая микропиле и халазальный район, отчетливо начинаясь с обеих сторон сосудистого тяжа бороздки. Также вдоль бороздки между линиями прикрепления семянной кожуры (интегумента) расположена группа клеток, которым Коллинс приписывает значение железистой ткани. Содержимое клеток этой ткани у пшеницы изменяется точно так же, как и содержимое клеток внутреннего интегумента при образовании из него семянной кожуры. Поэтому в зрелой зерновке пшениц трансхалазальная область заполнена компактной группой клеток, окрашенных подобно клеткам семянной кожуры. Красное окрашивание от судана III, хотя и более слабое, нежели интегумента, а также стойкость против 72% серной кислоты указывают также на присутствие в этой ткани суберина или кутина.

Около микропиле клеточная структура ткани интегумента сохраняется, потому что в этом районе сдавливания клеток не происходит.

Наружный слой пленки семянной кожуры достигает наибольшей толщины в бороздке и около микропиле. Тоньше всего этот слой над зародышем. Вообще вся пленка семянной кожуры на спинной стороне тоньше, чем в прочих местах зерновки.

Структура остатков нуцеллярной ткани (перисперма) в зрелой зерновке пшеницы такая же, как и у ячменя, т. е. более или менее различимым остается лишь слой клеток эпидермиса. Нередко перисперм имеет вид пленки, в клеточной структуре которой без специальных приемов убедиться трудно.

Крупное значение для понимания тонкостей структуры покровов зерновки и морфологического значения этих тонкостей, а также физилогической ценности их, имеет работа Краус (Krauss), 1933.

В начале своей статьи Краус приводит мнение знатока строения семян, написавшего большую сводку по этому разделу, Нетолицкого (Netolitzky), 1926, указывающего, что, несмотря на исключительную хозяйственную важность культурных злаков, строение зерновок

их, а также история развития зерновок далеко еще не изучены и в этой области еще много нерешенных вопросов.

Краус подчеркивает, что в последнее время строение и различные свойства плодовой и семянной оболочек зерновок злаков приобретают особый интерес в связи с вопросами протравливания и проращивания, выдвигаемыми практикой.

Поэтому Краус наибольшее внимание обратила на изучение истории развития покровов, и в особенности семянной кожуры, у ячменя, пшеницы, *Bromus* и *Poa*, исследовав наиболее подробно район микропиле и место прикрепления семени к покровам плода (Anheftungsstelle), расположенное вдоль бороздки.

Начиная с Новацкого, в науке прочно установилось мнение, подтверждаемое результатами работ ряда других исследователей, что наружный интегумент очень рано и бесследно разрушается и семянная кожура (testa) в зерновках большинства злаков формируется преимущественно лишь остатками внутреннего интегумента и нуцеллюса. Но Нильсон-Эле (Hilsson-Ehle), 1914, высказал сомнение в справедливости этого общепринятого положения. Обрабатывая концентрированной серной кислотой семянную кожуру одной из краснозерных форм пшеницы, Нильсон-Эле разделил ее на две кожицы, из которых каждая состоит из двух скрещивающихся слоев клеток. Известно, что каждый из обоих интегументов семяпочки пшеницы состоит из двух слоев клеток.

В зерновках белозерных форм пшениц двойственность происхождения структуры семянной кожуры менее очевидна, нежели у краснозерных.

Следовательно по Нильсон-Эле в образовании семянной кожуры зерновки пшеницы участвуют оба интегумента, и остатки наружного интегумента могут быть различимы в большей или меньшей степени сохранности даже в совершенно зрелой зерновке.

Результаты исследований Нильсон-Эле были подтверждены некоторыми исследователями, занимавшимися изучением строения зерновок злаков, но не всеми. Так, из доступных нам для просмотра работ Андерсен (Andersen), 1927, нашла в готовых зерновках *Poa pratensis* и *P. compressa* следы наружного интегумента в виде опробковевшей бесструктурной пленки. Цейшнер (Zeuschner), 1926, изучая строение покровов зерновок различных сортов пшениц, также подтвердил существование остатков наружного интегумента в семянной кожуре.

Краус особенно подробно исследовала развитие семянной кожуры ячменя. Поэтому мы позволим себе привести выдержки из этой части ее исследования, весьма полезной для понимания состояния обоих интегументов в семяпочке и участия в организации семени, злака.

Семяпочка в начале своего развития, когда не сомкнулись еще окончательно стенки завязи и не развились интегументы, — атропная. В окончательно сформировавшемся состоянии семяпочка ячменя, как, повидимому, и большинства злаков, — анатропная.

Непосредственно перед оплодотворением внутренний интегумент состоит из более или менее кубических клеток, тесно примыкающих друг к другу и находящихся в состоянии деления. С наружной и с внутренней сторон внутренний интегумент затянут тонкой кутикулой. На наружном интегументе со стороны, обращенной к нуцеллюсу (внутренней), примыкающей к внутреннему интегументу, кутикулы нет.

Уже на этой весьма ранней стадии развития семени наружный интегумент обнаруживает в верхней части семяпочки начальные признаки дегенерации, клетки его в этом районе удлинены, бедны плазмой, а оболочки слабо натянуты.

Пыльцевая трубка, пронизывая сначала стенку завязи и проникнув в полость ее, идет до микропиле между внутренней стенкой завязи и наружным интегументом, а затем внедряется и в самую ткань интегумента, которая служит проводниковою тканью для пыльцевой трубки.

Вскоре после оплодотворения наружный интегумент совершенно растворяется, исчезают последние остатки его на брюшной стороне будущей зерновки. После исчезновения наружного интегумента заканчивается растворение ткани нуцеллюса, а также облитерация клеток периферических слоев его, примыкающих к эпидермису.

В период окончательного растворения ткани наружного интегумента наступает частичное разрушение и клеток внутреннего эпидермиса завязи. В районе бороздки, и в особенности в нижних участках ее, внутренний эпидермис завязи сохраняется лучше всего; несколько хуже он сохраняется на спинной стороне, а в прочих местах остаются лишь разъединенные друг от друга клетки эпидермиса, и поперечные клетки непосредственно примыкают к кутикуле наружной стороны внутреннего интегумента. В этой же стадии развития зерновки начинаются облитерация и растворение клеток паренхимы стенки плода.

Плацентный вырост стенки плода, расположенный в бороздке, пронизан тяжем сосудистых элементов, за исключением верхней части зерновки. Стенки плода содержат много крахмала, но в сосудистом пучке крахмала нет.

При дальнейшем метаморфозе внутреннего интегумента в семянную кожуру содержимое клеток ткани его постепенно разрушается, полости клеток сплющиваются, оболочки разбухают и во многих местах слипаются, образуя гиалиновую пленку; кутикулы обеих сторон взаимно сближаются.

Вследствие разрастания эндосперма, все более и более заполняемого крахмалом, возникает давление совнутри на семянную кожуру, сила которого на различных частях зерновки различна. Это вызывает еще большее сплющивание пленки семянной кожуры и растягивает обе кутикулы.

Наружная кутикула семянной кожуры, обращенная к перикарпию, толще кутикулы внутренней стороны, за исключением района микропиле, где обе кутикулы одинаково тонки.

Зародыш в ранних стадиях развития своего окружен со всех сторон тканью эндосперма, клетки которого содержат питательные вещества. Затем содержимое клеток эндосперма и самые клетки его, расположенные в районе, непосредственно примыкающем к зародышу, начинают растворяться. Следовательно некоторыми своими участками эндосперм служит для питания даже развивающегося зародыша. Самый зародыш в период формирования своего претерпевает дегенерацию некоторых тканей. Так по достижении завязью 6—7 мм длины, на нижнем конце зародыша замечается растворение клеток его, стенки клеток исчезают и ядра лежат свободно в грубозернистой массе протоплазмы. Такая же судьба в этом месте постигает и клетки эпидермиса нуцеллюса. Столь видоизмененные остатки клеток кончика развивающегося зародыша и нуцеллярного эпидермиса более или менее плотно примыкают к микропилярному отверстию, представляя собой как бы слизистую пробку, закрывающую микропиле (эмбриональный придаток К о л л и н с а).

Вследствие растворения окружающей молодой зародыш ткани эндосперма зародыш начинает весьма заметно выступать на спинной стороне плода, как обычно это происходит в зрелой зерновке.

Место наиболее полного срастания оболочки плода с кожурой семени расположено на брюшной стороне зерновки,— там, где образуется бороздка. В бороздке дольше всего из всей системы покровов зерновки клетки сохраняются в живом состоянии. Бороздка постепенно углубляется вследствие увеличения отложений крахмала по сторонам ее в эндосперме.

В зрелой зерновке, в районе микропиле, пленка семянной кожуры по своей структуре сильно отличается от семянной кожуры в других участках зерновки. Клетки не сплющиваются до полного исчезновения полости их, содержимое клеток заполнено веществом, дающим реакцию на присутствие опробковения, обеих кутикул нет, остатки нуцеллярного эпидермиса слегка одревеснели. Весь этот комплекс видоизмененных тканей примыкает к видоизмененной ткани кончика зародыша (колеоризе), образующей пробку, закрывающую микропиле.

Краус исследовала также формирование покровов зерновки краснозерной и белозерной форм пшеницы, начиная от ранних стадий развития зерновок и до состояния полного созревания их.

В молодой зерновке пшеницы (Langs Braunweizen Trubilo) можно хорошо различить, что оба слоя клеток внутреннего интегумента хотя и вытянуты вдоль, но взаимно перекрещиваются. При этом направление длинных осей клеток наружного и внутреннего слоев клеток этого интегумента меняется от брюшной к спинной стороне зерновки. На брюшной стороне наружный слой клеток интегумента расположен поперек длинной оси зерновки, а на спинной становится почти в продольное положение. Длинные оси внутреннего слоя клеток ведут себя в обратном направлении.

Наружный интегумент почти совсем исчезает, когда завязь достигает лишь 2,2 мм длины. Только на брюшной стороне молодой зерновки, в базальной части ее, в так называемом мешковидном выросте эндосперма, расположенном над зародышем, остаются более или менее хорошо различимые остатки этого интегумента.

Затем тангентальные наружные стенки внутреннего интегумента на стороне, обращенной к перикарпию (наружной), разбухают и в них обнаруживается присутствие пектина, в особенности в районе зародыша. Оболочки прочих клеток этого слоя остаются тонкими. Над клетками наружной стороны намечаются первые признаки кутикулы.

Слой клеток внутреннего интегумента, обращенный к нуцеллюсу (внутренний), покрыт тонкой кутикулой, в которой в нижней части молодой зерновки при прокрашивании суданом III можно различить красную и желтую пленки, а в верхней части зерновки — две красных и одну между ними желтую пленки. В клетках обоих слоев интегумента наблюдается присутствие включений жирового или, возможно, суберинового характера.

В области микропиле в молодой зерновке пшеницы, как и у ячменя, кутикул ни наружной ни внутренней стороны нет. В этом районе обе кутикулы вскоре же после возникновения растворяются.

В месте наиболее сильного срастания семянной кожуры с плодовой оболочкой, там, где помещается у зрелой зерновки бороздка, расположена особая ткань, содержимое клеток которой во всех своих превращениях походит на содержимое клеток внутреннего интегумента, т. е. в ранней стадии развития зерновки клетки этой ткани содержат включения жирового или суберинового характера. Наиболее

сильно выражены такие включения в нижней части зерновки, где даже клеточные оболочки пропитаны подобным же веществом. В верхней части зерновки скопления вещества, интенсивно прокрашивающегося суданом III, незначительны.

Эпидермис нуцеллюса на всей поверхности семени вполне выросшей, но еще не созревшей зерновки — присутствует. Около зародыша оболочки остатков нуцеллюса тонкие, ткань же, облекающая эндосперм, резко выделяется тем, что тангентальные стенки ее клеток сильно разбухли и вследствие сморщивания тонких радиальных стенок настолько сближены друг с другом, что полости клеток почти исчезли, облитерировались.

Плодовая оболочка одета кутикулой, отсутствующей около зародыша.

Постепенно, вследствие налива зерновки, клетки внутреннего интегумента сплющиваются и растягиваются, полости их облитерируются. Кутикула внутренней стороны интегумента уже не выделяется столь резко, как в молодой зерновке, потому что она прижата к побуревшему суберизированному гомогенному внутреннему слою, составляющему толщу семянной кожуры. Сохранившиеся около микропиле полости клеток интегумента заполнены тоже суберинowым веществом. Существует также и эмбриональный придаток К о л л и н с а из пектинизированной целлюлезы.

Клетки ткани борозки, обращенные к перисперму, начинают выделяться тем, что наружный слой оболочки их обнаруживает признаки одревеснения, а полость клеток выстлана кутинизированной пленкой, тесно облекающей субериновое содержимое полостей.

Остатки нуцеллюса около зародыша превращаются в тонкий однородный гиалиновый слой.

В совершенно зрелой зерновке краснозерной пшеницы семянная кожура при рассматривании ее на поперечном разрезе зерновки состоит из следующих слоев, начиная со стороны перикарпия:

1. Толстая кутикула наружной стороны бывшего внутреннего интегумента семяпочки, примыкающая к гиалиновому слою, очень тонкому, едва различимому, происшедшему в результате пектинового перерождения внешних стенок наружного слоя клеток интегумента.

2. Бурый слой, состоящий из опробковевших остатков внутреннего слоя толщи интегумента и нитевидных опробковевших образований, составлявших содержимое клеток наружного слоя интегумента.

3. Внутренняя кутикула, различимая только местами, на значительно большем протяжении слившаяся с опробковелым веществом, расположенным между обеими кутикулами. Кутикула эта тонкая.

В районе микропиле оба слоя клеток интегумента вполне опробковели, специальные же кутикулы на поверхности их повидимому совершенно отсутствуют.

Совнутри микропилярное отверстие закрыто частично одревесневшей, частично опробковевшей массой, образовавшейся вследствие изменений, происшедших в оболочках клеток остатка нуцеллюса, расположенных в районе микропиле.

Полости клеток бурого тяжа, идущего по дну бороздки, в месте наиболее сильного срастания семянной кожуры с плодовой оболочкой (Anheftungsstelle), заполнены суберизированным веществом. Наружные слои клеточных оболочек одревеснели.

В части бороздки, относящейся к перикарпию, тянется сосудистый пучок.

Из строения плодовой оболочки следует отметить указание Краус на одревеснение клеточных оболочек ткани ее около нижнего конца зародыша.

В зерновках белозерной пшеницы (Cuverts ostpreussischer Winterweizen), в отличие от краснозерной, нет в пленке, составляющей семянную кожуру, бурого промежуточного слоя из опробковевших остатков содержимого и клеточных оболочек, расположенного между обеими кутикулами. Даже в истории развития интегументов белозерной пшеницы не возникает вещества, напоминающего суберизированные включения, появляющиеся в клетках внутреннего интегумента краснозерной пшеницы. Только лишь в клетках, расположенных в районе бороздки, в зрелой зерновке белозерной пшеницы различимы местами комочки, состоящие из вещества, напоминающего пробковое.

Основное различие структуры покровов краснозерной пшеницы от белозерной выявлено в районе микропиле.

Тогда как у краснозерной пшеницы кутикул на обеих сторонах внутреннего интегумента нет, у белозерной пшеницы обе кутикулы существуют, при этом обе кутикулы одинаковой толщины. Но столь своеобразных включений, присущих клеткам интегумента краснозерной пшеницы, у белозерной не имеется. Между кутикулами видны лишь пектинизированные клеточные оболочки.

Изучением влияния географических факторов на толщину перикарпия различных пшениц занималась Дорошенко (1934).

Согласно Дорошенко, толщина перикарпия, являясь признаком наследственным и характерным для данной формы, обнаруживает значительные вариации и является закономерно связанной с географическими факторами района происхождения данного образца. Зерна, продуцированные в северных пунктах, характеризуются более толстым перикарпием, чем зерна южных и восточных, т. е. условия влажных северных пунктов способствуют более мощному развитию плодовой оболочки. Увеличение толщины плодовой оболочки в северных пунктах идет за счет возрастания числа паренхимных слоев или же снижения толщины ее в южных пунктах.

Исследования Алявдиной (1937) над покровами зерновки *Tr. vulgare* var. *lutescens* показали, что клетки всех тканей, входящих в систему покровов, в различных местах зерновки построены несколько различно. Следовательно принцип топографического различия структуры покровов пшеничной зерновки выражен вполне определенно. Особенно многоформны поперечные клетки. В пределах только лишь района зародыша можно отметить несколько типов поперечных клеток.

Сопоставляя детали строения клеток перикарпия и отмечая рациональное распределение в них пор, Алявдина предполагает, что по крайней мере слою поперечных клеток и клеток внутреннего эпидермиса присущи проводящие функции. Возможно, что названные слои представляют собой систему, по которой осуществляется ток в вертикальном (внутренний эпидермис) и в горизонтальном (слой поперечных клеток) направлениях. Эта система, повидимому, используется как во время созревания, так и во время прорастания зерновки.

Как видно из изложенной выше части нашего обзора, для выяснения строения всех компонентов системы покровов зерновки злака, а также истории развития покровов, в науке сделано не мало. Но по отношению к любому из культурных злаков таких общих сведений, даже детально разработанных, еще далеко не достаточно. Например род *Triticum*, к которому относятся пшеницы, представлен рядом разно-

образных в морфологическом отношении видов, а среди наиболее культурных из них—громадным числом разновидностей и сортов. Еще в большей степени недостаточными являются такие сведения при попытке установить, связаны ли в какой-либо мере особенности хозяйственно-ценных признаков сортов культурных злаков с особенностями структуры покровов зерновки. Так, для объяснения различий в вымалываемости различных сортов пшениц необходимо, повидимому, знать также и специальные детали строения покровов зерновок этих сортов. Но до сих пор исследований по анатомии зерновок сортов пшениц, хотя бы наиболее распространенных стандартов их, не появлялось. Причиной этому, возможно, является, наряду вообще со слабым распространением рациональных и систематических анатомических знаний среди работников над культурными растениями, трудность дать определенную и четкую характеристику комплекса какой-либо системы анатомических элементов вследствие исключительной пластичности анатомической структуры.

Нередко самые, казалось бы, незначительные изменения в окружающих условиях, насколько позволяют об этом судить наши регистрирующие аппараты, вызывают анатомические изменения. Но бывает и так, что структура при всех условиях кажется неизменно постоянной и лишь опытный глаз исследователя, вооруженного современными знаниями по анатомии растений, может увидеть различия в структуре и рационально объяснить путь возникновения этих различий.

В анатомической лаборатории Всесоюзного Института Растениеводства (ВИР) намечено изучение строения пшениц во всем мировом их разнообразии, по крайней мере основных типов этого разнообразия. В особенности подробному анатомическому анализу, с учетом влияния географических факторов, намечено подвергнуть наиболее ценные сорта пшеницы как советского, так и иноземного происхождения.

В первую очередь исследовано было строение покровов зерновки различных пшениц. При исследовании был просмотрен большой материал из громадных коллекций ВИР. В результате исследований написано две работы, содержание которых и излагается ниже.

Изучение большого и разнообразного материала по пшеницам заставило обратить внимание на очень своеобразное состояние мешковидных клеток (рис. 1, *М*). У голозерных (легко обмолачиваемых) пшениц, к которым относятся и сорта высококультурных пшениц, как мягких, так и твердых, распределение мешковидных клеток значительно более ограничено, нежели у пленчатых (трудно обмолачиваемых) форм, в особенности у некоторых из них. У дикой однозернянки мешковидные клетки распространены более или менее равномерно по всей поверхности зерновки. У культурной однозернянки, дикой и культурной полбы, а также у спельты, мешковидные клетки существуют преимущественно в базальной части зерновки, а в средней и верхушечной частях зерновки хорошо бывают выражены нередко только на спинной стороне, иногда на брюшной, и сравнительно редко—на боковых сторонах. В зерновках твердых и мягких пшениц, в особенности стандартных сортов, т. е. наиболее культурных форм, мешковидные клетки также наиболее обильны в базальной части зерновки; в более же верхних районах зерновки сохраняются только на спинной стороне, и то не по всей длине зерновки, исчезая раньше верхушечного конца. На брюшной и боковых сторонах зерновки мешковидных клеток у высококультурных пшениц обычно не имеется.

Все вышеописанное имеет отношение ко вполне зрелым и нормально налитым зерновкам.

В более ранней литературе, конечно, уже имеются указания на неравномерность распределения мешковидных клеток у пшеницы. Комар (1916) указывает, что у *Tr. albidum* и *Tr. erythrospermum* мешковидные (по Комару — змеевидные) клетки размещены только на спинной части и концах зерновки, по бокам же и на брюшной стороне их нет.

Итак у высококультурных пшениц мешковидные клетки занимают лишь незначительную долю поверхности зерновки, сосредоточиваясь главным образом на спинной стороне. При этом в зрелой зерновке мешковидные клетки расставлены очень редко относительно друг друга.

Однако с давних пор мешковидные клетки считаются клетками внутреннего эпидермиса перикарпия зерновки (эндокарпий). В работах Новацкого и Куделька, наиболее ранних из современных исследований, морфологическое значение мешковидных клеток, как ткани, относящейся к числу тканей перикарпия, являющейся границей последнего с внутренней поверхности, не подвергается никакому сомнению. Такого же мнения, что мешковидные клетки есть не что иное, как клетки эндокарпия, придерживаются и все последующие исследователи строения покровов зерновки.

Но также с давних пор, начиная, повидимому, с исследований Сакса (Sachs), в анатомии растений упрочилось представление о том, что эпидермис есть ткань, состоящая из плотно сомкнутых друг с другом клеток, без межклетников. Правда, последнее положение не столь абсолютно, оно не лишено существенных исключений. Среди клеток эпидермиса надземных зеленых органов в большем или меньшем изобилии встречаются устьица, щель которых по существу тоже представляет собой межклетник. Только межклетник, образующий устичную щель, не затянут кутикулой. Существуют межклетники и среди нормальных клеток эпидермиса — в лепестках цветов некоторых растений. Такие межклетники, несмотря на то, что достигают иногда значительных размеров (лен, некоторые бобовые), затянуты сверху такой же пленкой кутикулы, какая расположена непосредственно над клетками эпидермиса. Но все же, даже при наибольшей степени развития межклетников среди клеток эпидермиса лепестков соседние эпидермальные клетки всегда соприкасаются друг с другом в нескольких местах, хотя и незначительной частью своей поверхности. Мешковидные же клетки зрелой зерновки, будучи сочленными друг с другом преимущественно узкими концами, образуя ряды, идущие вдоль зерновки, широкими сторонами своими в большинстве случаев друг с другом почти не соприкасаются. Следовательно между продольными рядами мешковидных клеток зрелой зерновки расположены настолько обширные пустые пространства, совершенно разъединяющие ряды, что назвать их межклетниками отнюдь нельзя.

Известно также, что эпидермис, внутренний или наружный — все равно, представляет собой исключительно пластичную ткань, всегда со значительной легкостью следующую за разрастанием органа увеличением своей поверхности или путем разрастания клеток, или же увеличением числа их вследствие деления.

Эпидермис — ткань очень живучая. Если не образуется перидермы, то эпидермальные клетки сохраняются в живом состоянии до самого конца жизни органа.

Если же исследовать состояние мешковидных клеток в одной из ранних стадий развития зерновки, хотя бы в начале молочной спелости. то можно убедиться, что мешковидные клетки уже лишены содержимого — они мертвые. Все же прочие ткани перикарпия, начиная от наружного эпидермиса и кончая поперечными клетками, в состоянии не только молочной спелости, но даже несколько позже, в ранней стадии восковой спелости, еще полны содержимого. В начале восковой спелости в наружном эпидермисе и мезокарпии еще есть крахмал; в поперечных клетках, помимо крахмала, заметно присутствие хлорофилла, хотя и находящегося уже на пути к разрушению, начинающего буреть. Такие клетки несомненно живые.

Следовательно, по сильной обособленности отдельных анатомических элементов друг от друга, а также по очень скорому отмиранию клеточного содержимого, мешковидные клетки являются тканью, резко обособленной от системы тканей, слагающих плодовую оболочку зерновки (перикарпий).

Вообще вся совокупность морфологии ткани, составляемой мешковидными клетками, мало согласуется с представлением об эпидермисе перикарпия. Мешковидные клетки и анатомически совершенно обособлены от перикарпия, именно от примыкающих к ним поперечных клеток. Мешковидные клетки отнюдь не приросли к поперечным клеткам. как обычно полагают, но лишь тесно прижаты друг к другу и частично слипшись друг с другом периферическими слоями своих оболочек. Никаких отчетливо различимых пор между поперечными и мешковидными клетками не существует. Так же хорошо мешковидные клетки слипаются и с примыкающими к ним с внутренней стороны остатками внутреннего интегумента. Итак, мешковидные клетки не могут считаться эпидермисом внутренней стороны плодовой оболочки (перикарпия) и поэтому в состав тканей стенки завязи не входили. Перикарпий формируется из завязи.

Какова же морфологическая сущность мешковидных клеток? Компонентом какого органа или ткани во всем комплексе завязи они являются?

Так как в очень молодой завязи зерновки к внутреннему эпидермису ее непосредственно примыкает наружный интегумент, то естественно предположить, что мешковидные клетки представляют собой остатки этого интегумента.

Как уже было отмечено выше в нашем обзоре, по общераспространенному представлению, начиная от более ранних авторов, впервые исследовавших историю развития покровов зерновки, и кончая исследователями последних годов (например К р а у с, 1933), наружный интегумент разрушается очень рано и разрушается без остатка.

Однако, как обнаруживает более внимательное ознакомление с опубликованными до сего времени исследованиями над развитием покровов зерновки, детального изучения всей истории разрушения ткани наружного интегумента произведено не было. До сих пор еще не было прослежено шаг за шагом, на различных стадиях развития зерновки, каким путем идет дегенерация наружного интегумента, как она осуществляется и как заканчивается.

Исследование Александрова и Яковлева (1937) заполняет этот пробел. Исследование было выполнено над собранными в различных стадиях развития зерновки сортами яровой пшеницы «Новинка» (42-хромосомная). Материал собирался от начала цветения до полного созревания зерновки, соответствующим образом фиксировался и подвергался обработке при приготовлении микроскопических препаратов.

Исследование показало, что действительно очень рано в развитии зерновки, в одной из последних стадий диференциации зародышевого мешка семяпочки, внутренний слой клеток наружного интегумента начинает разрушаться. Раньше всего разрушение клеток внутреннего слоя наружного интегумента начинается на брюшной стороне семяпочки, распространяясь затем вскоре и на всю поверхность ее.

Дольше всего анатомические элементы интегументов вообще сохраняются в районе покровов зерновки, расположенных непосредственно над зародышем. В этом районе особенно удобно следить за изменениями состояния клеток и превращениями содержимого их.

В связи с разрушением клеток внутреннего слоя наружного интегумента, клетки наружного слоя этого интегумента тоже теряют способность делиться. Потеря способности делиться происходит, повидимому, вследствие разрушения целостности наружного интегумента, как ткани, и происходит тоже весьма рано, еще до начала разрастания эндосперма, сильно растягивающего интегументы.

Потеряв способность делиться, клетки наружного слоя наружного интегумента, вытянутые вдоль по длине начинающей разрастаться в объеме молодой зерновки, не могут уже следовать за разрастанием периферии зерновки и должны испытывать на себе воздействие этого разрастания. Периферия зерновки начинает быстро увеличиваться вследствие сильного увеличения объема эндосперма. Клетки наружного интегумента разрастаются преимущественно в направлении длинной оси своей, вдоль зерновки, оставаясь почти неизменными в поперечном сечении.

Будучи плотно прижатыми к поперечным клеткам молодого перикарпия, даже слипшись своими оболочками с оболочками последних, клетки наружного слоя наружного интегумента при разрастании зерновки в толщину и вытягивании поперечных клеток должны отодвигаться друг от друга, образуя ткань, состоящую из редко расставленных клеток.

Клетки наружного слоя наружного интегумента не только рано теряют способность делиться, но и содержимое их вскоре разрушается, а оболочки одревесневают. Кроме того по бокам начинающей наливаться зерновки значительная доля клеток наружного интегумента облитерируется.

Таким путем происходит образование мешковидных клеток.

Разрастание покровов зерновки, обусловливаемое увеличением объема эндосперма, происходит преимущественно по бокам зерновки. Вследствие такого типа разрастания образуются щечки зерновки, выпячивающиеся в направлении брюшной стороны ее. Серединная часть зерновки, по линии, соединяющей гребень спинки зерновки и место прикрепления собственно семени с его эндоспермом к стенке завязи (перикарпия), разрастается очень незначительно, в особенности по сравнению с разрастанием боков зерновки. Поэтому-то и образуется в зерновке столь характерная для нее бороздка. Клетки же наружного слоя наружного интегумента, превратившиеся в мешковидные клетки, остаются лишь на спинной стороне и иногда в районе дна бороздки. Оба эти участка являются местами, существовавшими еще в стадии завязи. Боковые стороны зерновки представляют собой почти полностью новообразования, возникшие при наливе зерновки: они разделяют первично возникшие участки поверхности ее, содержащие остатки наружного интегумента — мешковидные клетки. По бокам зерновки, как уже указывалось, мешковидные клетки отсутствуют.

В зерновках плохо наливающихся (например дикая однозернянка, *Tr. spontaneum* Flaksb.) мешковидные клетки расположены довольно равномерно по всей периферии зерновки.

Итак история развития покровов зерновки пшеницы показывает, что внутренним эпидермисом перикарпия (эндокарпием) являются поперечные клетки. Мешковидные же клетки есть не что иное, как остаток клеток наружного слоя наружного интегумента семяпочки.

Что поперечные клетки прдставляют собой эндокарпий, показывает ряд признаков структуры их и их содержимого.

За исключением района, расположенного непосредственно над зародышем, поперечные клетки довольно плотно сомкнуты друг с другом, без значительной величины межклетников. Большие межклетники есть только в районе зародыша. Поры, расположенные на боковых стенках, подобны порам эпидермальных клеток различных надземных органов многих растений. Но особенно интересно состояние хлорофилла в поперечных клетках. Он не только очень долго сохраняется в этих клетках, значительно дольше, чем в клетках других тканей перикарпия зерновки, но еще отличается особой яркостью и интенсивностью окраски. Не даром поперечные клетки очень часто называют клетками хлорофиллоносного слоя.

Кроме того, поперечные клетки отличаются от клеток прочих слоев тканей перикарпия большой степенью жизненности, за исключением клеток наружного эпидермиса, которые в этом отношении тоже часто следуют за поперечными клетками. Живое содержимое поперечных клеток отмирает в последнюю очередь.

Изучение состояния эпидермальных клеток перикарпия некоторых растений (бобовые) в различных стадиях развития плода, в особенности внутреннего эпидермиса, обнаружило такие же свойства, какие присущи поперечным клеткам зерновок и только что перечислены нами.

В плодах бобовых внутренний эпидермис (эндокарпий) выражен прекрасно и морфологическая сущность его не подлежит никакому сомнению.

История с мешковидными клетками, изложенная нами выше, показывает, что всегда бывает полезно вновь и вновь критически пересмотреть состояние наших знаний даже в хорошо известных и прочно казалось бы установившихся областях. Каждая новая эпоха обостряет остроту и силу наших восприятий. Факт, открытый лет пятьдесят назад, вследствие накопленных после его открытия новых сведений дает возможность более глубоко постигнуть сущность этого факта и вскрыть новые стороны в его существовании. Наука, как комплекс наших знаний о природе вещей, поступательно развивается и развертывается.

Теперь перейдем к рассмотрению результатов исследования анатомической лаборатории ВИР над строением плодовой оболочки различных пшениц (А л е к с а н д р о в и А л е к с а н д р о в а, 1937).

Все разнообразие различных видов пшениц в отношении особенностей строения перикарпия зерновки резко делится на две основных группы: пленчатые (трудно обмолачиваемые) и голозерные (легко обмолачиваемые) формы.

Перикарпий зерновок злаков вообще, и в частности — пшениц, сохраняя в общих чертах некоторые типичные признаки, свойственные вообще стенке плода, вследствие специфических морфологических особенностей зерновки (caryopsis) имеет и специфическую

структуру и специфическую направленность в пластичности этой структуры.

Так как в совершенно зрелой зерновке злака семянная кожура не только очень тонкая, но отличается очень сильно редуцированной структурой, то роль семянной кожуры, присущая семянам обычной морфологии, в зерновке, естественным образом, хотя бы частично должна перейти к перикарпию.

В семянной кожуре ряда растений сосудистый пучок иногда бывает только один и идет по шву в сагиттальной плоскости семени. В стенках же завязи сосудистые пучки многочисленны и составляют сеть, подобную сети жилок листьев.

В стенке перикарпия зерновки пшеницы сосудистый пучок тоже лишь один, идущий по дну бороздки. Этот пучок по своему положению отчасти соответствует пучку шва семянной кожуры. Следовательно, в отношении распространения проводящей системы перикарпий зерновки сильно редуцирован, в значительной мере уподобляясь семянной кожуре.

Морфологически сосудистый пучок, идущий по дну бороздки зерновки злака, должен представлять собой пучок брюшного шва завязи.

У зерновки злака стенка перикарпия, расположенная с внутренней стороны дна бороздки, обращенная к семянной кожуре, совершеннейшим образом срастается в этом месте с последней. По существу в данном месте халазальный район семени срастается с плацентарным районом плодовой оболочки. Лишь здесь происходит подлинное срастание плодовой оболочки с семянной кожурой, происходящее вследствие отсутствия семяножки (фуникулюса). В прочих участках поверхности зерновки срастания нет, как бы плотно внутренний слой клеток перикарпия ни примыкал к семянной кожуре. В отличие от других растений, плацентарно-халазальный район в зерновке относительно очень велик. Последнее является характернейшим признаком зерновки, как плода.

В плодовой оболочке зерновки и анатомические и морфологические черты, свойственные вообще перикарпию, сильно редуцированы, приближая ее по ряду признаков к семянной кожуре. Даже энергичность ферментативного изменения и растворения внутренних слоев эпи-мезокарпия зерновки напоминает столь же энергичное растворение и облитерацию внутренних слоев семянной кожуры большинства покрытосемянных. В стенках же плодов обычно облитерируется незначительный слой анатомических элементов, если облитерация вообще имеет место; растворение же целых слоев клеток происходит, повидимому, редко.

Итак, перикарпий зерновки злаков является оригинальнейшим образованием, несущим в своей структуре анатомические черты, характерные для семянной кожуры, сопряженные со значительным структурным упрощением, и, повидимому, взявшим на себя некоторую долю физиологических функций, присущих семянной кожуре.

Из всех анатомических элементов, слагающих ткани перикарпия зерновки различных пшениц, в наибольшей неприкосновенности остаются лишь поперечные клетки (эндокарпий). Даже клетки наружного эпидермиса (эпикарпия) в зрелых зерновках некоторых форм пшениц имеют облитерированные полости, сведенные до незначительных щелей (рис. 3). Все прочие клетки тканей перикарпия могут быть в процессе созревания зерновки совершенно растворены деятельностью ферментов, исчезнуть (рис. 2), или же слипаются

в однородную хрящеподобную массу, прозрачную, без определенно оформленной структуры, или с признаками волокнистости и слоистости.

Основной и характерной чертой эпи-мезокарпия пленчатых пшениц, примитивных эндемичных пшениц Абиссинии и некоторых пшениц Афганистана является облитерация почти по всей поверхности зерновки анатомических элементов мезокарпия, примыкающих к эпикарпию. Остатки клеточных полостей, расположенных в таком пленкоподобном образовании в один ряд, должны быть отнесены к полостям клеток эпикарпия. Лишь на спинке и в районе перикарпия, расположенном непосредственно над зародышем, число слоев остатков клеточных полостей иногда бывает два и более.

Столь своеобразная структура эпи-мезоркарпия, нередко в виде почти бесструктурной пленки, проявляется всюду, где бы урожай ни был собран — в Кировабаде ли или же в Хибинах. Следовательно облитерация всех слоев мезокарпия, примыкающих к эпикарпию, и слипание их в одну бесструктурную или слабо волокнистую пленку есть процесс, присущий природе пшениц, обладающих этим признаком, осуществляемый деятельностью специально направленных ферментов.

Таким же характером структуры перикарпия, с бесструктурным мезокарпием или даже полным отсутствием его, обладают зерновки эндемичных твердых пшениц Иемена и *Tr. persicum* Vav.

Почти то же самое наблюдается и в зерновках высококультурных пшениц, как мягких, так и твердых, но лишь у щуплых зерновок. Однако у этих пшениц число слоев остатков клеточных полостей мезокарпия доходит до трех, и вообще толщина всей пленки эпи-мезокарпия превосходит раза в 2—3 толщину ее у пленчатых пшениц, примитивных эндемичных пшениц Абиссинии, пшениц Иемена, Афганистана и *Tr. persicum*. Слияние же оболочек отдельных анатомических элементов друг с другом в общую пленкоподобную массу такое же.

В зерновках пшениц, мезокарпий которых остается в большей или меньшей структурной сохранности, при условии хорошего налива зерновки, в полости клеток эпи-мезокарпия образуются различной мощности утолщения в виде отложений вещества, по ряду признаков сходного с полуклетчаткой. Эти отложения характеризуются консистенцией, отличной от консистенции прочей массы эпи-мезокарпия, сочетанной с особым блеском и прозрачностью (рис. 1 и 4). Что они обособлены от прочей массы ткани эпи-мезокарпия не только оптически, показывает иногда наблюдаемое при получении срезов отделение их, в особенности по краям срезов, как совершенно самостоятельных образований.

Особенно значительной мощности отложения полуклетчатки встречаются в перикарпии зерновок некоторых мягких пшениц (рис. 4).

В щуплых зерновках и в зерновках всех пшениц с редуцированной тканью мезокарпия отложений полуклетчатки не образуется.

С наличием отложений полуклетчатки индивидуальная обособленность анатомических элементов эпи-мезокарпия выражена значительно более отчетливо, нежели при отсутствии этих отложений. Так как образование или отсутствие отложений характерно для определенных групп пшениц и связано в том и другом случае с различием нескольких анатомических признаков перикарпия, то вполне возможно, что химизм процесса созревания зерновок каждой группы различен. Следовательно различна и физиология этих пшениц,

различна работа ферментов, обусловливающих осуществление окончательной структуры тканей перикарпия.

Чем лучше и полнее налиты зерновки высококультурных твердых и мягких пшениц, тем больше остается к состоянию полной зрелости зерновки отчетливо выраженных слоев анатомических элементов эпи-мезокарпия и тем лучше выявлены в них отложения полуклетчатки. Следовательно давление наливающегося эндосперма на перикарпий не является решающим фактором, обусловливающим облитерацию (сплющивание) слагающих его анатомических элементов: более существенна работа ферментов, растворяющих и изменяющих вещество клеточных оболочек.

Процессы ферментативного растворения в перикарпии осуществляются преимущественно в первых стадиях созревания зерновки.

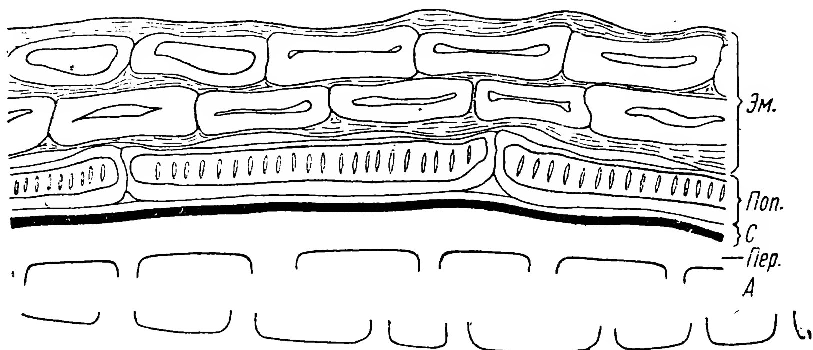


Рис. 4. Фрагмент периферии разреза средней части зерновки сорта мягкой пшеницы Лютесценс 062. Боковая сторона. Мешковидные клетки отсутствуют. Отложения полуклетчатки выражены хорошо. Эпи-мезокарпий состоит только из двух слоев (меньше, чем у твердой пшеницы, см. рис. 1).

Основная масса вещества плодовой оболочки зерновки различных пшениц является клетчаткой или полуклетчаткой; распространение одревеснения в тканях ее незначительно. Наиболее часто и интенсивно одревесневают поперечные клетки; в эпи-мезокарпии одревеснение встречается лишь местами и преимущественно распространяется на межклетное вещество.

В плодовых оболочках таких пшениц, как дикая и культурная однозернянки и двузернянки, а также спельта, одревеснение развито очень слабо; весьма часто остаются неодревесневшими даже поперечные клетки. Распространение одревеснения по перикарпию сильнее всего выражено в зерновках некоторых сортов мягких пшениц, превосходя в этом отношении твердые пшеницы.

В распределении одревеснения по перикарпию зерновки пшениц наблюдается более или менее определенная топографичность как в продольном направлении, так и в поперечной плоскости.

Степень одревеснения сильнее на концах зерновки по сравнению со средней зоной зерновки. На концах же зерновки нередко и распространение одревеснения по тканям перикарпия выражено более сильно. Иногда одревесневают не только поперечные клетки, но и весь эпи-мезокарп. Одревеснение в базальном конце, на котором расположен зародыш, превосходит по своей интенсивности одревеснение верхушечного конца.

Перикарпий щуплых зерновок одревесневает значительно слабее хорошо налитых. Вообще ослабление налива отражается ослаблением одревеснения как в отношении распространения, так и интенсивности его.

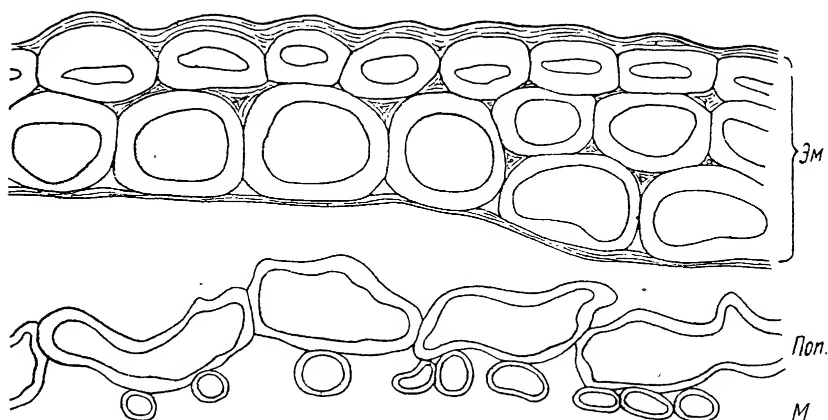


Рис. 5. Фрагмент периферии разреза базальной части зерновки твердой пшеницы из Италии (var. *leucurum* Al.) над корешком зародыша. Поперечные клетки не имеют своей типичной формы. *Эм* — эпи-мезокарпий; *Поп.* — поперечные клетки; *М* — мешковидные клетки.

Распределение одревеснения в перикарпии на каждом поперечном срезе зерновки тоже не одинаково. На брюшной стороне зерновки и в особенности в районе бороздки одревеснение всегда более значительно, нежели по бокам и спине зерновки. Район зародыша пред-

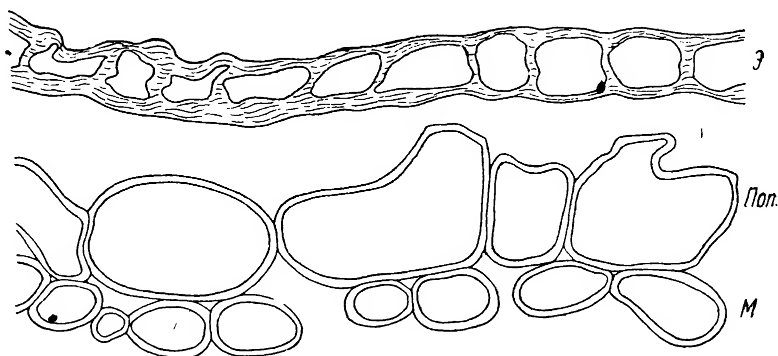


Рис. 6. Фрагмент периферии разреза базальной части зерновки пшеницы «Спельта» над почечкой зародыша. Мезокарпий отсутствует. *Э* — наружный эпидермис перикарпия (эпикарпий); *Поп.* — поперечные клетки (внутренний эпидермис перикарпия — эндокарпий); *М* — мешковидные клетки. Поперечные клетки сильно разросшиеся, неправильной и разнообразной формы (ср. с рис. 2).

ставляет собой особое место зерновки, с своеобразным строением перикарпия и распределением одревеснения анатомических элементов его (рис. 5 и 6).

Так как структура плодовой оболочки зерновки в различных местах может быть очень различна, то изучать строение ее необходимо в нескольких, морфологически различных, участках каждой

зерновки. Сравнивать можно структуру лишь строго аналогичных участков.

Ряд фактов, проявляющихся не только особенностями структуры перикарпия, но и эндосперма (Александровы, 1936) в щуплых зерновках, показывает, что щуплость вообще с общебиологической точки зрения заслуживает тщательного изучения, тем более что вопрос щуплости имеет не малое хозяйственное значение. Щуплость может быть различной степени выраженности в зависимости от того, в какой стадии развития зерновки произошло изменение нормального хода процесса развития.

Если к категории щуплых зерновок относить не только зерновки в той или иной мере деформированные, морщинистые вследствие высыхания плохо налитых зерновок, но и вообще зерновки ненормально мелкие, — понятие о щуплых зерновках должно быть расширено.

Прежде всего следует различать зерновки недоразвитые и зерновки недозрелые. В недоразвитой зерновке отсутствует окончательное морфологическое и физиологическое оформление или зародыша, или эндосперма, или покровов. В недозрелой же зерновке выпала последняя фаза тонкой диференциации отдельных существенных частей зерновки.

Иногда зерновки, по внешнему виду вполне налитые и нормально созревшие, в структуре перикарпия могут обнаруживать некоторые признаки щуплости. Нередко черты структуры, свойственные типично щуплым зерновкам, встречаются не на всей поверхности зерновки, а лишь местами. Очень часто верхушка зерновки — щуплая как по внешнему облику, так и по структуре перикарпия, а ниже расположенная часть зерновки хорошо налитая и с нормальной структурой покровов.

Причин недозрелости или недоразвитости зерновок может быть несколько, равно как несколько причин и щуплости. Например — большая сухость воздуха, излишне высокая температура или же, наоборот, относительно низкая температура и пр.

Одним из эффективнейших методов для выявления степени пластичности структуры перикарпия зерновки пшеницы является метод географических посевов. Это имеет отношение по преимуществу к зерновкам высококультурных твердых и мягких пшениц, с относительно толстым перикарпием, с хорошо индивидуально выраженными анатомическими элементами мезокарпия.

Количество слоев эпи-мезокарпия у большинства исследованных стандартных сортов твердых пшениц определенно больше, нежели в зерновках стандартных сортов мягких пшениц (рис. 1 и 4). Следовательно твердые пшеницы обладают более толстой плодовой оболочкой по сравнению с мягкими пшеницами. Но относительная тонкость плодовой оболочки мягких пшениц компенсируется более широким распространением одревеснения: тогда как в перикарпии твердых пшениц большею частию одревесневают лишь поперечные клетки, в зерновках мягких пшениц очень часто одревесневает и ткань эпи-мезокарпия. Иногда одревеснение эпи-мезокарпия бывает весьма сильным и сплошным, но чаще ограничивается только межклетными пластинками.

Между особенностями строения перикарпия и свойствами ткани эндосперма существует довольно тесное соотношение взаимозависимости. У пшениц, отличающихся редуцированной структурой перикарпия, мелкозерного крахмала в ряде случаев накопляется меньше,

чем в хорошо налитых зерновках высококультурных пшениц, в перикарпии которых все оставшиеся анатомические элементы более или менее хорошо индивидуально выражены.

Как известно (Александровы, 1936), мелкозерного крахмала почти не образуется в эндосперме зерновок с резкими признаками щуплости. У таких зерновок и структура перикарпия редуцирована.

С особенностями строения перикарпия связаны также и такие свойства, как мукомольные и, косвенным путем, хлебопекарные.

Пшеницы с перикарпием редуцированной структуры отличаются плохой вымалываемостью. Хорошая индивидуальная выраженность анатомических элементов эпи-мезокарпия и в особенности наличие признаков одревеснения в этой ткани обусловливают легкую вымалываемость и вообще повышают мукомольные качества зерновок пшениц. Отруби в первом случае получаются жирные на ощупь и крупные, а во втором тощие и мелкие. Естественно, что тонкий и мягкий покров зерновки, с структурно редуцированным перикарпием, с бóльшим трудом будет отделяться от прочей массы зерновки, нежели более толстый, твердый и хрупкий. Конечно соотношение между структурой перикарпия и вымалываемостью значительно сложнее, чем намечено нами. Это только схема, подтверждаемая рядом фактов.

Еще сложнее корреляция между строением перикарпия и хлебопекарными качествами пшениц. Хотя, как общее правило, пшеницы с редуцированной тканью перикарпия характеризуются плохой хлебопекарной способностью, но так как все свойства, обусловливающие высокие хлебопекарные достоинства, находятся в зависимости от химизма компонентов ткани эндосперма, то точно уловить взаимоотношение последнего со структурой перикарпия затруднительно.

Возможно, что более углубленное микрохимическое исследование перикарпия и эндосперма вскроет такое взаимоотношение.

В итоге произведенного нами обзора работ по выяснению строения различных компонентов покровов зерновки злака следует остановить внимание на следующем:

1. Семянная кожура зерновки, состоящая из остатков внутреннего интегумента, претерпевшего сильнейшие изменения при созревании зерновки как в отношении химизма клеточного содержимого, так и вещества оболочек, является довольно надежной защитой против проникновения паразитных грибков и вредных жидкостей. В семянной кожуре существуют два естественных отверстия: микропилярное и место, где столбик был прикреплен к завязи. Микропилярное отверстие у некоторых злаков бывает настолько полно закрыто продуктами разбухания клеток окружающих его тканей, что через него могут проникнуть лишь те растворы, которые пропускаются образовавшейся пробкой. Следовательно в таких случаях микропилярное отверстие становится аппаратом, обладающим избирательной пропускной способностью. Анатомическое строение верхушки зерновки в том месте, где был прикреплен столбик к завязи, и в особенности физиологические особенности этого района, его отношение к проницаемости, еще недостаточно выяснены.

2. За исключением района микропиле и верхушки зерновки, а также района бороздки, семянная кожура построена одинаково.

3. В районе бороздки происходит полное слияние перикарпия с семянной кожурой. Морфологически район бороздки является плацентарно-халазальным участком плода злака, в нем проходит единственный сосудистый пучок зерновки (или единая группа пучков),

относящийся как к плодовой оболочке, так и к семянной кожуре. Нигде, кроме района бороздки, срастания перикарпия с семянной кожурой не происходит. Зерновка злака характеризуется отсутствием семяножки (фуникулюса) и относительно весьма сильно вытянутым в продольном направлении плацентарно-халазальным районом.

4. Мешковидные клетки не принадлежат к числу тканей перикарпия. Это — остатки клеток наружного слоя клеток наружного интегумента семяпочки, как показывает изучение истории образования их. Мешковидные клетки одинаково хорошо слипаются наружными слоями оболочки своей как с поперечными клетками, так и с семянной кожурой.

5. Внутренним эпидермисом перикарпия (эндокарпием) являются поперечные клетки. Морфология ткани поперечных клеток и поведение содержимого их, в особенности богатство стойким хлорофиллом до начала восковой спелости зерновки, аналогичны тому, что имеет место в клетках внутреннего эпидермиса завязи и плодов других растений.

6. Строение перикарпия в различных местах зерновки различно. Особенно своеобразно построен перикарпий над зародышем и в районе дна бороздки. Перикарпий на спинной стороне зерновки построен несколько иначе, чем на боковых сторонах; в базальной части зерновки — иначе, чем в верхушке. Следовательно в строении перикарпия существует топографичность как в продольном, так и в поперечном направлениях.

7. У различных видов пшениц перикарпий построен различно. Зерновки пленчатых форм пшениц (дикая и культурная однозернянки, двузернянки, спельта и др.) отличаются сильно редуцированной структурой перикарпия. Таким же свойством структуры перикарпия обладают зерновки абиссинского подвида твердых пшениц и английских пшениц (*Tr. turgidum*), твердых пшениц Иемена, эндемичных мягких пшениц Афганистана и др. У голозерных высококультурных твердых и мягких пшениц структура перикарпия менее редуцирована.

8. Строение перикарпия находится в заметной зависимости от географических и экологических условий произрастания пшениц. Щуплые зерновки высококультурных твердых и мягких пшениц проявляют различные степени редукции структуры перикарпия, сходные в ряде случаев со структурой перикарпия пленчатых пшениц.

9. Перикарпий твердых высококультурных пшениц во вполне зрелых зерновках вообще имеет большее число слоев анатомических элементов эпи-мезокарпия по сравнению с перикарпием мягких пшениц. Но в перикарпии мягких пшениц бывает более сильно выражено и распространено одревеснение.

10. Мукомольные качества пшеничного зерна находятся в некоторой зависимости как от толщины перикарпия, так и от степени выраженности одревеснения, а также от распространения и распределения этого одревеснения среди тканей перикарпия.

Литература

Александров и Александрова. Анатомия зерна пшеницы. Труды по прикладн. Ботан., Ген. и Селекц. Серия А, № 2. Пшеница. 1—63. 1936. — Александров и Александрова. Анатомия зерновки пшеницы. I. Строение плодовой оболочки (перикарпия) у различных пшениц в связи с физиологическими и мукомольными свойствами зерна. Печатается. — Александров и Яковлев. О морфологическом значении мешковидных клеток в зерновках злаков. Сборник, посвященный памяти

академика А. В. Фомина. 1937. — Алявдина. Анатомическое строение покровов *Triticum vulgare* var. *lutescens* Al. Печатается. — Дорошенко. Изменчивость анатомических признаков зерновки пшениц под влиянием географических факторов. Труды по прикл. Ботан., Ген. и Селекц. Серия III, № 4. 79—112, 1934. — Комар. Сравнительная анатомия зерна пшениц *Triticum albidum* и *Triticum erythrospermum* (Предварительное сообщение). Журнал Опытн. Агрономии. 17. 370—407, 1916. — *Andersen*. Development of the female gametophyte and caryopsis of *Poa pratensis* and *Poa compressa*. Journ. of agricult. research. 34. 1001—1018, 1927. — Guerin. Recherches sur le developpement du égument seminal et du pericarpe des graminées. Annales sc. natur. 8 9. 1, 1918. — Collins. The structure of the integumentary system of the barley grain in relation to localized water absorbtion and semi-permeability. Annals of Botany. 32. 381—418 1918. — Harrington and Crocker. Structure, physical characteristic and composition of the pericarpe and integument of Johnson Grass seed in relation to its physiology. Journal of agric, research. 23. 193—222, 1923. — Krauss. Entwicklungsgeschichte der Früchte von *Hordeum, Triticum, Bromus* und *Poa* mit besonderer Berücksichtigung ihrer Samenschalen. Jahrbücher für wissensch. Botan. 77. 733—808, 1933. — Kudelka. Über die Entwicklung und den Bau der Frucht- und Samen-schale unserer Cerealien. Landwirtschaftl. Jahrbüch. 4. 461—478, 1875. — Nilsson-Ehle. Zur Kenntnis der mit der Keimungsphysiologie des Weizens in Zusammenhang stehenden inneren Factoren. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung. 2. 153—187, 1914. — Netolitzky. — Anatomie der Angiospermen-Samen. Handbuch der Pflanzenanatomie. 1926. Berlin. — Nowacki. Untersuchungen über das Reifen des Getreides nebst Bemerkungen über den zweckmässigsten Zeitpunkt zur Ernte. Halle, 1870. — Pugh, Johann and Dickson. Relation of the semipermeable membranes of the wheat kernel to infection by *Giberelia Saubinetii*. Journal of agricult. research. 45. 609—626, 1932. — True. On the development of the caryopsis. The Botanical Gazette. 8, 212, 1893. — Tschirch und Oesterle. Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde. Leipzig. 1900. — Zeuschner. Untersuchungen über die Dicke der Schale verschiedener Weizensorten, ihren Bau und Einfluss auf die Reizempfindlichkeit. Landwirtschaftl. Jahrbüch. 64. 611—646, 1926.

ТОМ 22 БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР 1937 № 4
TOME 22 JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS 1937 № 4

М. ГУДЛЕТ и Е. КАРДО-СЫСОЕВА

К методологии изучения витамина С в растениях

С 2 рисунками

(Получено 20/III 1937)

I. Введение

Настоящая статья в главной части посвящена описанию конструкции двух приборов, дающих возможность проведения довольно сложной количественной работы с изучаемым материалом в атмосфере инертного газа. Эти приборы могут иметь универсальное применение при физиологических и биохимических экспериментах. Однако необходимость их создания встала перед нами в процессе работы с витамином С. В этой области они оказались настолько связанными со всем комплексом применяемых нами методик, что описание их вне этой связи не имело бы смысла и не освещало бы того круга применений, для которого эти приборы выработаны непосредственно. Поэтому мы, не ограничиваясь узким описанием аппаратуры, решили развернуть настоящий очерк в плане освещения всего комплекса методов, использованных нами в работе с витамином С, вне признака их оригинальности.

Изучение нативных превращений витамина С в растительных объектах представляет ряд значительных трудностей. Нужно помнить, что витамин С присутствует в растениях лишь в незначительных абсолютных количествах и концентрациях, подвергается энергичным, иногда молниеносным, ферментным воздействиям и кроме того встречается, по крайней мере в двух формах, обладающих специфическими особенностями. Поэтому мы предложили, имея в виду практическую необходимость не только выявления высокоактивного сорта растения, но и учета его устойчивости при хранении и разного рода переработках, характеризовать каждый изучаемый объект на основании целой совокупности свойств. Такое изучение должно быть комплексным и основываться на ряде руководящих представлений, определяющих методические приемы.

Эти руководящие представления сводятся к следующему:

1. Витамин С при разрушении в растении проходит ряд последовательных стадий, из которых две — редуцированная форма аскорбиновой кислоты и дегидроаскорбиновая кислота — известны. Эти фазы в растениях не стойки и взаимопревращаемы под влиянием специфических ферментных и других воздействий. Поэтому в процессе работы мы должны были подбирать методику, позволяющую разделять как сами формы состояния аскорбиновой кислоты и находить их нативные соотношения, так и факторы, действующие на витамин С.

2. Известно, что по крайней мере первая стадия распада аскорбиновой кислоты — переход в дегидроформу — является стадией окислительной, зависящей от окислительных ферментов и требующей кислорода воздуха для своего осуществления. Чувствительность аскорбиновой кислоты в растительном материале к воздействию воздуха чрезвычайно велика. В некоторых случаях в разрезанных объектах (яблоки, капуста, хрен) восстановленная форма аскорбиновой кислоты исчезает в несколько минут, что сильно затрудняет нахождение истинных соотношений ее форм в растительном материале. Для того чтобы обойти это затруднение, ряд авторов предложил растирание и дальнейшую обработку материала вести под слоем кислоты, что позволяет до известной степени сохранить нативные соотношения форм витамина С в статическом состоянии, но нарушает деятельность ферментативного аппарата и исключает возможность изучения динамики превращений. Перед нами встала задача конструирования специальной камеры, которая позволила бы вести манипуляции с растительным материалом в отсутствии доступа воздуха и при работе с водными вытяжками.

3. Наблюдения за окислением и восстановлением аскорбиновой кислоты в растительных объектах должны проводиться в единообразных условиях с возможностью постановки количественного учета процесса во времени. Для этой цели нами сконструирована батарея бюреток, позволяющая исследовать динамику ферментативных превращений, происходящих с витамином С у растений.

II. Подбор количественного метода определения витамина С

Как уже сказано, аскорбиновая кислота встречается в растениях в двух формах: в восстановленной и окисленной (дегидроаскорбиновая кислота), обладающих специфическими особенностями как по функции в окислительно-восстановительном равновесии клетки, так и по их устойчивости против воздействия кислорода, ферментов и температуры. В связи со всем, сказанным выше, явилась необходимость иметь в руках метод, позволяющий учитывать отдельные количественные определения как той, так и другой формы аскорбиновой кислоты.

Биологические методы, считающиеся основными при аппробациях витаминоносителей, нами не могли быть использованы как в силу невозможности раздельного учета форм аскорбиновой кислоты, так и в силу большой длительности опыта и необходимости получения стойкого запаса материала, достаточного для кормления животных, что неосуществимо при изучении превращений, длящихся часто всего несколько минут. При химическом определении приходится считаться с присутствием в растительных объектах лишь ничтожных абсолютных количеств аскорбиновой кислоты, измеряющихся миллиграммами на килограмм, так что трудно надеяться на создание рациональной методики, основанной на весовом определении аскорбиновой кислоты или ее производных озазонов и т. п. (6). Развились только методы объемного определения, в большинстве своем представляющие модификации предложенного Тильмансом метода титрования растительных вытяжек 2-6-дихлорфенол-индофенолом, причем восстановленная форма аскорбиновой кислоты количественно окисляется в дегидроформу (2).

За основу мы приняли метод Тильманса, но с изменениями, требуемыми характером работы.

Вытяжка из растительного материала для определения в ней витамина С может быть кислотной или водной. Кислотная вытяжка предохраняет от окисления восстановленную форму витамина С, но разрушает ферментную систему; при приготовлении на воздухе водной вытяжки находящаяся в ней аскорбиновая кислота окисляется, и не может быть обеспечено определение правильных соотношений ее восстановленной и окисленной форм. Все сказанное привело нас к изготовлению водных вытяжек, но в условиях отсутствия доступа воздуха в камере, наполненной CO_2.

Таким образом, обозначив:

C_r — восстановленную форму аскорбиновой кислоты
C_0 — окисленную форму дегидроаскорбиновой кислоты,

мы определяем C_r прямым титрованием водной вытяжки по Тильмансу в камере, а C_0 — таким же титрованием, но с предварительным пропусканием тока H_2S через вытяжку в течение часа. За это время происходит полное восстановление имеющейся в вытяжке C_0 до C_r. C_0 получается по разности этих двух титрований.

Однако следует отметить известную неспецифичность указанных определений вследствие возможного присутствия в вытяжках сопутствующих веществ, способных титроваться в этих условиях. Частичную гарантию дает ведение титрования в кислой среде H_2SO_4 ($pH = 2.5$), так как при этом посторонние вещества титруются чрезвычайно медленно, что обеспечивает более избирательное титрование витамина С (3).

Что касается модификаций метода Тильманса, имеющих целью повысить его специфичность путем осаждения посторонних редуцирующих веществ солями тяжелых металлов (4), то из них в настоящее время наибольшее распространение и признание получил улучшенный метод В. Букина (5). Но мы не сочли возможным пользоваться этим методом в наших исследованиях в силу того, что этот метод, заключающийся в обработке исследуемого раствора солями ртути, с последующим пропусканием H_2S и титрованием 2-6-дихлорфенол-индофенолом, приводит к суммарному определению обеих форм аскорбиновой кислоты и, следовательно, допускает определение C_0 только путем совмещения этого метода с методом Тильманса, без обработки солями ртути и получения алгебраической разности. Мы же считали недопустимым такое совмещение двух методов разной степени специфичности, исходя из полной неизвестности относительно того, в какой форме могут встретиться в растении посторонние вещества: в восстановленной, редуцирующей краску, или в окисленной, восстанавливаемой сероводородом. Поэтому в случае присутствия посторонних редуцирующих веществ, титруемых по Тильмансу, комбинация этих методов при исследовании различных растений даст заниженные цифры дегидроаскорбиновой кислоты в растениях.

III. Камера для работы в атмосфере инертного газа

Камера (рис. 1) (*А*) представляет собой герметический ящик из листового алюминия со срезанной передней верхней стенкой, имеющей два круглых отверстия, на краях которых надеты резиновые воздухонепроницаемые рукава, туго натягивающиеся на руки экспериментатора выше локтя (на рисунке рукава не изображены). Пространство между отверстиями и бо́льшая часть верхней стенки

камеры сделаны из стекла, вставленного на герметической прокладке. В правой стенке камеры имеется дверь *d*, плотно прижатая каучуковой прокладкой и привинчивающаяся десятью барашками. Ряд отверстий соединяет внутренность камеры с относящимся к ней оборудованием. На правой стенке: *e* — для взятия проб газа на анализ; *f* — ведет к вакуум-насосу.

На верхней стенке: *g* — для электрической лампочки, которая освещает камеру; *h* — подводит свободную от кислорода воду, нужную для работы внутри камеры, из бутыли *B*.

На левой стенке: *i* — пропускает в камеру CO_2, которая из бомбы *D* проходит через газовые часы *C* для учета количества газа и затем поступает в камеру через гребенку *p*, способствующую равномерному

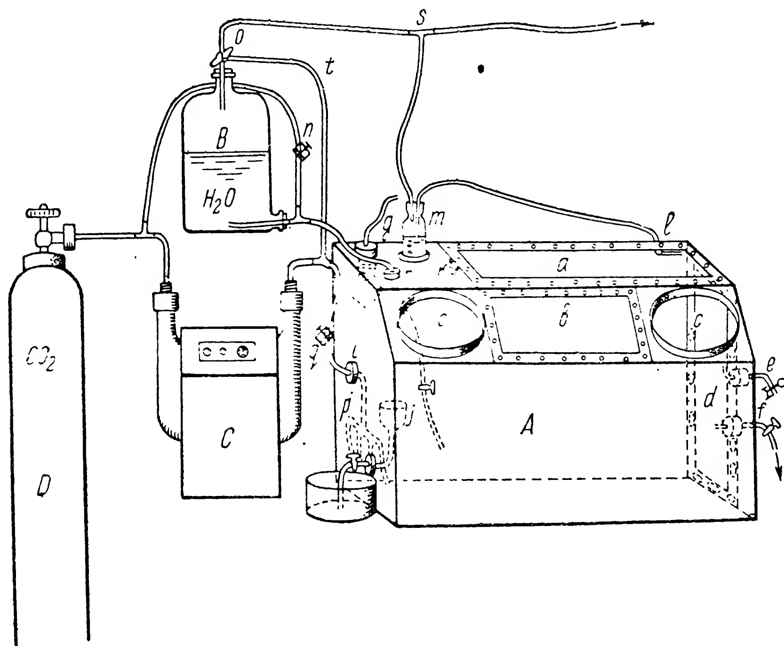


Рис. 1. Камера для работы в атмосфере CO_2.

наполнению камеры углекислотой; *r* — для слива отработанной жидкости через находящуюся в камере воронку *r*.

На задней стенке: *ι* — через которую выходит из камеры вытесняемый углекислотой воздух. Кроме того, на верхней стенке камеры внутри сделан крючок *k* для подвешивания весов.

Размеры камеры: длина передней стенки — 56 см, высота — 41 см, глубина камеры — 41 см, общий объем — около 100 л.

Работа в камере ведется следующим образом. После того как в камеру загружена вся необходимая аппаратура для манипуляций (все сосуды ставятся открытыми, предварительно наполненными CO_2), а в бутыль налита вода, освобожденная от воздуха путем длительного кипячения и охлаждения с предохранителем с раствором пирогаллола в KOH, из воды вытесняются следы попавшего туда при наливании кислорода. Для этого завинчивается зажим *q* и открывается зажим *h*. Трехходовый кран *O*, вставленный в горло бутыли, открывается так, что он соединяет только бутыль с трубкой *s*, и CO_2 из бомбы пропускается через воду 20 мин. После этого кран *O*

повертывают на отключение от бутыли *B* от трубок *s* и *t*, зажим *h* закрывают, открывают зажим *q* и сразу начинают пропускание CO_2 из бомбы в камеру. После пропускания 120 литров CO_2 в течение 15 мин. камера наполняется углекислотой на 99,5%, и экспериментатор под сильным током CO_2 вставляет руки в рукава, которые плотно зажимаются каучуковыми тяжами. Теперь, когда каучуковая трубка наполнена CO_2, кран *O* поворачивают на соединение бутыли *B* с трубкой *t*, чтобы можно было выливать в камере воду, а бутыль по мер выливания воды наполнялась CO_2 из камеры же через трубку

Первая манипуляция, которой изучаемый растительный объект подвергается в камере, это — вакуумирование для удаления из межклетников могущего находиться там O_2. Затем там же производятся измельчение материала, отвешивание, приготовление вытяжки и фильтрование последней на воронке Бухнера, соединенной с вакуум-насосом. В камере же ведется, если нужно, ультрафильтрация вытяжки через свечу Беркфельда (см. гл. V) и титрование.

IV. Бюретки для изучения динамики окисления витамина C в различных условиях

В настоящее время принимается мало вероятной аутоксидация аскорбиновой кислоты. Процессы окисления C_r идут с измеримой скоростью или под влиянием ферментов, или под влиянием факторов иного порядка, к числу которых относятся те следы тяжелых металлов, которые могут встречаться в растительных соках. Как уже сказано, изучение этих процессов мы вели в приборе, состоящем из батареи бюреток. При их конструировании мы исходили из следующих соображений.

1. Окисление витамина C при количественном изучении процесса должно происходить равномерно и не зависеть от случайных условий снабжения вытяжек воздухом.

2. При относительно быстро протекающих процессах окисления растительных вытяжек нужно иметь метод, позволяющий брать пробы на ходу процесса из постоянно перемешиваемой жидкости.

3. Надо иметь систему параллельных независимых проб, находящихся в одинаковых условиях окисления.

4. Требовалась конструкция, допускающая не только быстрое окисление в токе O_2, но и выдерживание жидкости в атмосфере любого газа, например H_2S, без доступа воздуха, с возможностью периодического взятия проб.

Батарея представляет собой 6 одинаковых бюреток, снизу снабженных тройниками *a*, которые посредством каучуковых трубок с винтовым зажимом *g* соединены с ветвями шестичленной гребенки *b* Нижний конец тройника *a* замкнут каучуком и зажимом. Сверху бюретки закрыты каучуковой пробкой с двумя трубочками, из которых одна, прямая, *d*, закрыта каучуковой трубочкой с зажимом, а вторая загнута вниз и соединена с ветвью второй гребенки *e* с промежуточным включением тройного крана *f*, третий, свободный конец которого открыт на воздух. Верхняя гребенка *c* соединена с водоструйным вакуум-насосом.

Работу с прибором ведут следующим образом. В случае изучения влияния пропускаемого кислорода испытуемую жидкость просто наливают в бюретку; в случае же необходимости работы в анаэробных условиях весь прибор предварительно наполняют требуемым газом и жидкость вводят в бюретку через трубку из колбочки с от-

водной трубкой, с присоединением соответствующего поглотителя. После этого кран *f* устанавливают на соединение трубки *e* с гребенкой *c*, открывают вакуум-насос, и ток газа, входящего в гребенку *b*, регулируют посредством зажимов *g* до достижения равномерной скорости во всех бюретках. Для взятия проб жидкости в желаемый момент можно любую из бюреток выключить из действия, не останавливая всего прибора. Для этого закрывают зажим *g*, а поворотом крана *f* на соединение воздуха и трубки бюретку отключают от вакуума и впускают в нее воздух. В случае опыта в анаэробных условиях, на нижний конец крана надевают трубку, соединенную с источником требуемого газа, наполняют этот конец крана газом, повернув кран на минутку к гребенке, выключив восходящую ветвь, и сразу впускают в бюретку газ поворотом крана *f* к трубке и источнику газа. После этого через нижний конец бюретки свободно сливают пробу жидкости для анализа и затем, открыв кран *f*, снова на соединение трубки *e* и гребенки *c* и отвинтив зажим *g*, продолжают опыт.

В бюретках можно исследовать не только динамику различных процессов в чистых жидкостях, но и в взвесях, как, например, окисление раствора аскорбиновой кислоты под влиянием форменных элементов тканей растений, содержащих нерастворимый фермент и прибавленных в измельченном виде к раствору. При работе достигаются требуемое равномерное распределение взвеси и единообразие парциального давления O_2 (насыщение во всех бюретках). Сравнивая в нашем приборе степень окисления раствора аскорбиновой кислоты постоянной начальной концентрации разными объектами за равные промежутки времени, мы можем составить шкалу силы действующих в них окислительных факторов.

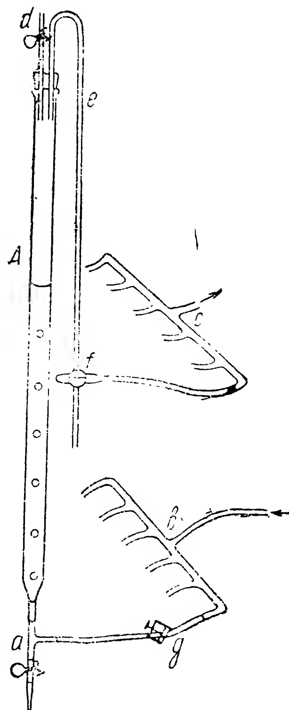


Рис. 2. Бюретки для изучения скорости превращений витамина С в растениях (на рисунке для ясности изображена только одна из шести бюреток, включенных в батарею).

V. Ультрафильтрация вытяжек

В одной из наших работ (1) выяснилось, что окислительный фермент, играющий важнейшую роль в балансе аскорбиновой кислоты в растениях, часто встречается в нерастворимом состоянии, связанном с форменными элементами ткани, а в раствор переходят факторы, обладающие другим специфическим действием на витамин С. Поэтому оказалось необходимым провести полное отделение воднонерастворимой фазы, для чего мы пользовались фильтрованием водных вытяжек через свечу Беркфельда. Нерастворимую фазу изучали на измельченных и тщательно промытых водой от следов аскорбиновой кислоты форменных элементах ткани. Обе эти фракции изучаются в отдельности, как факторы воздействия на аскорбиновую кислоту, путем прибавления их к растительным вытяжкам и к чистым препаратам аскорбиновой кислоты $C_г$ или C_0 и испытания в бюретках.

VI. Метод глубокого вакуумирования

Для целей изучения возможности проникновения кислорода или другого газа в ткань растения и воздействия его на находящийся в ткани витамин С мы применяли метод вакуумирования неизмельченного растительного материала до 0,15 мм остаточного давления, наполняли эвакуированные межклетники газом и выдерживали экспозицию в течение требуемого срока. Затем путем такой же глубокой эвакуации и последующей заменой прибавленного газа углекислотой мы в камере определяли эффект, произведенный этим газом на содержащийся в растении витамин С.

VII. Работа на чистых препаратах аскорбиновой кислоты; приготовление дегидроаскорбиновой кислоты

Исследования динамики превращений аскорбиновой кислоты должны основываться на ее сравнении со свойствами химически чистых препаратов. Восстановленная форма аскорбиновой кислоты имеется в продаже.

Окисленная форма аскорбиновой кислоты С в чистом виде готовится нами следующим образом: к 100 мл раствора C_r в бидестиллированной воде прибавляют 10 г хорошо отмытых форменных элементов хрена, отжатых на фильтровальной бумаге, и через смесь пропускают кислород до исчезновения реакции на С. Массу фильтруют сначала через бумагу и затем через свечу Беркфельда. Этим путем получают раствор C_0, лишенный посторонних примесей.

VIII. Заключение

Описанный комплексный метод позволяет вести изучение тех состояний, в которых находится витамин С в растениях, и превращений, которые он там претерпевает. Кроме того, пользуясь этим методом, можно при оценке и сортовом отборе витаминоносителей характеризовать их на основе совокупности свойств, имеющих значение при их хранении и переработке, а именно по нативному содержанию в них различных форм аскорбиновой кислоты, по стойкости в них указанных форм на основании изучения находящихся в растении факторов, специфически влияющих на разрушаемость этих форм, и по степени доступности кислорода воздуха к витамину С, находящемуся в клетке.

Настоящая работа произведена авторами совместно на равных основаниях.

Биохимическая лаборатория
Всесоюзного научно-исследовательского
Витаминного института.
Ленинград. 1937

Литература

1. Гудлет и Кардо-Сысоева. Доклады Акад. Наук СССР, т. XIV, № 5, 1937.—2. Tillmans и comp. (5 статей). Zeitschr. f. Unters. Lebensm. Bd. 63, 1932.—3. Harris and Ray. Biochem. Journ. 27, 596, 1933.—4. Emmerie and Eakelen. Biochem. Journ. 28, Nr. 4, 1934.—5. Букин и Мурри. Изд. Всес. Ак. с.-х. наук. Серия III, № 8, 1935.—6. Tatematsu Nagi Joneda. H. S. Zeitschr. 225, 275, 1934.—7. Девяткин и Дорошенко. Вопросы питания 4, 106, 1935.—8. Tauber. and Kleiner. Journ. Biol. Chem. 108, 583, 1935.—9. Emmerie. Acta Brevia Neerl, № 4, 141, 1934.

РЕФЕРАТЫ

G. Raneken. Zytologische Untersuchungen an einigen wirtschaftlich wertvollen Wiesengräsern. Acta Agralia Fennica, 29, 1934.

Г. Ранекен. Цитологические исследования некоторых в хозяйственном отношении важных луговых злаков)

Автором были исследованы различные биотипы *Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Poa pratensis* и *Dactylis glomerata*. Среди 32 исследованных индивидуумов *Festuca pratensis* автор обнаружил 9 растений, имевших характерное для этого вида число хромосом (2n = 14), и 23 растения таких, у которых, кроме нормального комплекса, имелись еще добавочные, сверхкомплексные хромосомы, число которых варьировало от 1 до 5, но у каждого индивидуума число их всегда было постоянным. Изучение морфологии хромосом у *F. pratensis* обнаружило большое разнообразие в типах хромосом. Различные типы отличаются друг от друга по длине хромосом, по расположению и количеству перетяжек. Особенно резко отличаются от остальных хромосом сверхкомплексные хромосомы; они имеют вид фрагментов, очень коротки, приблизительно равны 1/3—1/4 длины нормальной хромосомы и имеют посередине перетяжку. Изучая мейозис при образовании пыльцы у *F. pratensis*, автор обнаружил, что встречаемость хиазм у нормальных хромосом на бивалент в диакинезе равна 1,93, а в метафазе первого деления — 1,90. У фрагментов встречаемость хиазм на два фрагмента, по его наблюдениям, колебалась между 0,73—0,78.

Автором подмечено, что фрагменты (сверхкомплексные хромосомы) либо остаются унивалентами, либо соединяются в би-, тривалентные группы, причем соединяются они не с большими хромосомами, а друг с другом. Изучая способ их соединения, идентичность их величины и формы, а также их поведения у всех индивидуумов, по мнению автора, можно предположить, что данные фрагменты являются гомологичными друг другу редупликациями. У двух индивидуумов *F. pratensis* автор обнаружил присутствие колец и цепочек, образованных из соединения четырех больших хромосом. Это, по мнению автора, указывает на то, что даные индивидуумы являются структурными гибридами. Причиной структурных различий между первоначально гомологичными хромосомами могли быть здесь транслокация, сегментный обмен или редупликация.

Из 14 исследованных индивидуумов *Alopecurus pratensis*, у 9 автор обнаружил нормальное число хромосом (n = 28), у 4 найдена кроме полного комплекса хромосом еще одна добавочная фрагментная хромосома, а в одном случае даже 2 таких сверхкомплексных хромосомы. Хромосомы этого вида довольно длинные и различных типов; фрагментная хромосома имела приблизительно половинную длину по сравнению с остальными хромосомами и посередине была перешнурована перетяжкой. В мейозисе при образовании пыльцы у индивидуумов *A. pratensis*, имеющих нормальное число хромосом, автором обнаружено 14 бивалентов. Отсутствие многовалентных групп хромосом у этих растений, по мнению автора, указывает на то, что *A. pratensis* является аллотетраплоидным видом. В трех индивидуумах *A. pratensis*, в которых встречается фрагментная хромосома, в первом делении мейозиса она остается унивалентом. В индивидууме, который имел 2 фрагментообразные хромосомы, хромосомы эти в большинстве случаев соединялись друг с другом в биваленты.

При изучении четырех индивидуумов *Poa pratensis* автором установлено, что число хромосом здесь анеуплоидное, колеблющееся между 66 и 67+2 фрагмента. Между хромосомами наблюдаются необычайно большие различия в длине, причем самые маленькие фрагментообразные хромосомы являются сверхкомплексными хромосомами. В мейозисе при образовании пыльцы у *P. pratensis* автором, наряду с бивалентами, обнаружены и мультивалентные группы хромосом. Наличие мультивалентов здесь, по мнению автора, с одной стороны, может быть приписано

полиплоидной природе *P. pratensis*, с другой — анеуплоидии и структурным изменениям хромосом. Принимая во внимание, с одной стороны, морфологическое постоянство биотипов *P. pratensis*, обнаруженное автором во время его опытов, а с другой стороны — анеуплоидное число хромосом, автор пришел к заключению, что данные биотипы образуют семена апомиктически, как это еще раньше заметил Мюнцинг (1932) у некоторых исследованных им форм *P. pratensis*.

У *Dactylis glomerata* автором были исследованы 4 индивидуума, причем у всех из них было обнаружено число хромосом, равное 28 (2n). Хромосомы у *D. glomerata*, по данным автора, значительно короче и менее расчленены, чем у другого тетраплоидного вида, у *Alopecurus pratensis*. В мейозисе при образовании пыльцы у *D. glomerata* автором обнаружены как бивалентные, так и тетравалентные и тривалентные соединения хромосом, а также обнаружены и униваленты. На основании способа соединения хромосом в первом делении мейозиса автор пришел к заключению, что *D. glomerata*, по всей вероятности, является аутотетраплоидом.

Изложенные цитологические наблюдения автор рассматривает с точки зрения теории и практики и сравнивает свои наблюдения с подобными же явлениями у других растений. Теоретический интерес настоящего исследования заключается в изложении взглядов автора на значение фрагментации хромосом в образовании новых форм, практический же интерес заключается в обнаружении материала, разнообразного как по своему хромосомальному аппарату, так и по своему фенотипу, могущему дать новый источник для отбора интересных для практики форм. Автор считает, что фрагментация хромосом может являться причиной возникновения новых форм и что фрагмент может являться филогенетическим фактором. Факт отсутствия сродства между фрагментами и большими хромосомами у *F. pratensis* и *A. pratensis*, выражающийся в том, что в мейозисе сверхкомплексные хромосомы, хотя они рассматриваются как редупликации, обыкновенно не соединяются с нормальными хромосомами, объясняется автором тем, что данные фрагменты филогенетически являются образованиями древними. В течение длительного своего развития они настолько сильно диференцировались, что стали совершенно чуждыми тем частям нормальных хромосом, из которых они первоначально возникли путем фрагментации, и приобрели тенденцию соединяться друг с другом, а не с гомологичными им частями нормальных хромосом.

В. Поддубная-Арнольди

М. И. Суслова. Прорастание семян деревьев и кустарников песчаной пустыни Каракум. Проблема растениеводческого освоения пустынь. В. 4. Работы Репетекской песчано-пустынной станции. Изд. ВАСХНИЛ. Л. 1935. Стр. 209—223.

Статья посвящена исследованиям над прорастанием семян ряда деревьев и кустарников в песках на участке Репетекской песчано-пустынной станции.

Исследования проведены в общем цикле работ станции по изучению хозяйственной годности посевного материала для лесокультурных и фито-мелиоративных работ в пустынных песках.

Исследованию подвергались семена *Ephedra strobilacea* Bge, *Arthrophytum haloxylon* Litw., *A. arborescens* Litw.. *Salsola Richteri* Kar., *S. subaphylla* C. A. M., *Calligonum caput medusae* Schrenk, *C setosum* Litw,. *C. comosum* L'Hér., *C. arborescens* Litw., *C. eriopodum* Bge, *Ammodendron Conollyi* Bge., *Astragalus ammodendron confirmans* N. Bas., *A. ammodendron paucijugus* N. Bas., *Eremosparton flaccidum* Litw., *Smirnowia turkestanica* Bge.

В начале статьи излагается применявшаяся методика, затем излагаются результаты опытов над каждым видом, сгруппированные по семействам. Описание включает в себе цифровой материал по всхожести семян при различных температурных и других условиях, описание хода прорастания, применения различных стимуляторов, указания на основные грибные заболевания. Цифровые таблицы в ряде случаев иллюстрированы графиками.

В заключении отмечается преимущество осенних или ранне-весенних посевов, в связи с быстрым иссушением летом верхних горизонтов песка, благодаря чему поздние всходы могут погибнуть.

В связи с особенностями водного режима песков и подвижности песчаного субстрата отмечается преимущество посадок над посевами, в связи с чем автор считает посевы песчаных растений временным средством, на смену которого должна прийти посадка сеянцев и черенков, для получения которых необходимо развитие сети питомников.

Приведенный в конце список литературы содержит 31 название.

Статья рисует ход прорастания семян в различных термических условиях, выявляя таким образом приспособленность семенного размножения пустынных псаммофитов к местным условиям, что несомненно представляет большой практический интерес.

А. В. Прозоровский

М. Суслова. Распространение семян и плодов растений песчаной пустыни Каракум. Проблемы растениеводческого освоения пустынь. В. 4. Работы Репетекской песчано-пустынной станции. Изд. ВАСХНИЛ. Л. 1935. Стр. 247—257.

Статья посвящена вопросу приспособления семян и плодов псаммофитов к распространению в специфических условиях подвижного субстрата песков пустынной Средней Азии.

В начале статьи перечисляется немногочисленная литература, так или иначе трактующая о семенах пустынных растений. Далее приводится описание характера распространения семян и плодов и их приспособлений к этому. Описание ведется по группам, выделенным по способу распространения плодов.

1. Плоды и семена, распространяющиеся ветром: шарообразные-катящиеся, плоские, с крыловидными придатками или крылатым околоплодником, волосистые, с перистыми остями. В конце приведена характеристика мест скопления этого рода плодов и семян.

2. Плоды, разбрасывающие семена.

3. Плоды, распространяющиеся животными — цепляющиеся.

Для групп катящихся, плоских и крылатых плодов и семян приведена сравнительная таблица коэфициента парусности их, включающая также и средний вес.

В заключение автор отмечает, что преобладающее большинство семян и плодов пустынных псаммофитов распространяется при помощи ветра.

В конце статьи приведен список литературы, состоящий из 14 названий, и таблицы рисунков плодов и семян 11 видов.

Статья безусловно представляет большой интерес, давая интересные и новые сведения о характере распространения зачатков пустынных псаммофитов, являясь ценным вкладом в карпологическую литературу. Следует только отметить, что примененные разделения на группы, представляющие своего рода классификацию плодов и семян, не выдержаны. Здесь смешаны два различных признака: способ распространения и форма плодов и семян.

А. В. Прозоровский

М. Суслова. Определитель семян и плодов растений Репетекского песчано-пустынного заповедника. Проблемы растениеводческого освоения пустынь. В. 4. Работы Репетекской песчано-пустынной станции. Изд. ВАСХНИЛ. Л. 1935. Стр. 225—246.

Таблицы определителя построены дихотомически. Путь определения двухстепенный: сперва определяется семейство, а затем по второй таблице находится вид. За видовыми ключами следует описание плодов и семян по семействам. Ключи построены по хорошо отличимым признакам, в связи с чем пользование определителем, вероятно, не встретит больших затруднений.

Определитель составлен для 72 видов (*Gnetaceae* — 1, *Gramineae* — 6, *Cyperaceae* — 1 две формы, *Araceae* — 1, *Liliaceae* — 3, *Iridaceae* — 1, *Polygonaceae* — 6, *Chenopodiaceae* — 15, *Caryophyllaclae* — 3, *Ranunculaceae* — 2, *Papaveraceae* — 2, *Cruciferae* — 11, *Leguminosae* — 3, *Geraniaceae* — 1, *Euphorbiaceae* — 3, *Umbelliferae* — 3, *Convolvulaceae* — 1, *Borraginaceae* — 6, *Labiatae* — 1, *Solanaceae* — 1, *Orobanchaceae* — 1, *Rubiaceae* — 1, *Compositae* — 9.).

В конце приложены две таблицы рисунков семян и плодов 27 видов.

Определитель представляет несомненно ценный вклад в пособия для изучения растительности наших песчаных пустынь, так как при обследовании какого-либо района исследователь часто сталкивается только с плодами того или иного уже закончившего вегетацию вида. Кроме того, этот ключ будет полезен и при апробации семенного материала из песчаных районов. Следует отметить только одно досадное обстоятельство: автор не указывает, — какое состояние плодов и семян учитывалось при составлении определителя: собранные ли специально в полной сохранности, или подбираемые с земли, когда некоторые части их могли обломиться. Если здесь приведены признаки вполне сохранных семян, то практическое пользование ключами в ряде случаев будет затруднено отсутствием у определяемого объекта той или иной более хрупкой части.

А. В. Прозоровский

ХРОНИКА

Совещания и конференции в СССР и за рубежом в 1936 г.

В СССР

За 1936 г. состоялось несколько конференций, правда, не специально ботанических, но на них было сделано несколько докладов, имеющих прямое отношение к ботанике.

С 8 по 11 января в Москве происходили заседания Конференции по рентгенологии и радиологии. Был заслушан доклад Островского на тему: «Влияние ультразвуковых волн на рост и развитие растений».

Конференция по сельскохозяйственному освоению Памира происходила в Ленинграде с 25 по 29 января. Интерес представляет доклад Н. Д. Леонова «Ассимиляционная и диссимиляционная деятельность растений в условиях Памира». Докладчик сообщил, что содержание CO_2 в условиях Памирского плато колеблется от 0,17 до 0,4 мг на литр (ср. = 0,3). При этой концентрации величина ассимиляции культурных растений достигает 30—40 мг CO_2 на 1 дцм. Растения дикой флоры дают более высокие показатели, чем культурные. Высокие дневные температуры снижают ассимиляцию CO_2 у культурных растений в более значительной степени, чем у диких. Вследствие низких температур в ночное время интенсивность дыхания очень слаба. Транспирация у дикой флоры крайне незначительна. Таким образом интенсивная ассимиляция, сочетанная со слабыми диссимиляционными процессами, обеспечивает местным растениям значительную продукцию зеленой массы.

Кроме Н. Д. Леонова рядом докладчиков доложены результаты весьма интересных исследований, проливающих свет на особенности условий существования растений на Памире; из этих докладов необходимо отметить сообщения П. Баранова и И. А. Райковой, много сделавших для сельскохозяйственного освоения Памира.

Первая конференция молодых ученых Украины состоялась в Киеве 26—30 марта по инициативе ЦК КП(б)У и ЦК ЛКСМУ.

Доц. Михайлова сообщила о разработанном ею гистологическом методе диагностики вирусных заболеваний растений, необходимом для успешной борьбы за высокий урожай.

Кандидат наук М. Г. Олексенко посвятила доклад растительности каменистых степей Донбасса. Она показала, как можно использовать неудобные земли для нашего социалистического хозяйства.

Доц. Ольшанский в своем докладе о теории стадийного развития растений сообщил о новом сорте хлопчатника, превосходящем стандартный, принятый в хлопководческих районах Украины. Применение теории акад. Лысенко дало ему возможность сократить период селекции с 6 до 2 лет. Доц. С. Х. Дука путем скрещивания обычной ржи с горной вывел многолетнюю рожь, имеющую ряд достоинств. Сеять ее нужно будет только один раз в 3—4 года.

Проф. Гришко удалось добиться одновременного созревания мужских и женских растений конопли.

Ст. научн. сотр. Ф. М. Куперман добилась более раннего созревания хлопчатника путем облучения семян ультракороткими волнами.

С 25 по 27 мая происходила сессия Академии сельскохозяйственных наук им. Ленина в Саратове по случаю двадцатипятилетнего юбилея Селекционной станции.

Был заслушан доклад С. М. Верушкина: «Важнейшие направления в работе с пшенично-пырейными гибридами». Докладчик подробно остановился на выгодах такого скрещивания, произведенного Цицыным в 1930 г., результатом которого является выделение высокопродуктивных, иммунных к болезням, высокозимостойких и засухоустойчивых сортов яровой и озимой пшеницы. Кроме

того, вполне реально поставлена и успешно разрешается совершенно новая в селекции проблема выделения многолетней пшеницы.

Акад. Н. И. Вавилов выступил с кратким сообщением: «О межвидовой и межродовой гибридизации у пшеницы. Он указал на закономерности при отдаленной гибридизации, констатируя, что биологи, селекционеры и генетики подошли к действительному управлению формообразовательными процессами в растительном мире. Эволюционное учение должно пронизывать работу селекционеров. Он подчеркивает значение цитологов, которые осмыслили всю селекционную работу и заложили материальную основу учения о наследственности.

29 августа в Омске состоялась сессия зерновой секции Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. Ленина, на которой акад. Лысенко сделал доклад «О внутрисортовом скрещивании растений самоопылителей».

Стенограмма доклада напечатана в № 10 «Социалистической реконструкции сельского хозяйства» и составляет одно из звеньев возникшей дискуссии по вопросам генетики и селекции.

С 19 по 27 декабря происходили заседания IV сессии Всесоюзной академии сельскохозяйственных наук им. Ленина.

Задачи сессии — внесение ясности в ряд спорных вопросов и правильное направление дальнейшей работы по селекции и генетике. Было заслушано много докладов видных специалистов по генетике и селекции в том числе акад. Н. И. Вавилова, Лысенко.

За рубежом.

С 2 по 8 января происходил в Индаре (Центральной Индии) XXIII Всеиндийский научный конгресс. В ботанической секции был сделан доклад проф. ботаники Калькутского медицинского колледжа С. Бозе о Polyporaceae Бенгалии, их распространении, морфологии и систематике, цитологии и пр. На заседаниях секции происходила оживленная дискуссия о значении анатомии, о морфологии и полиплоидии хромосом.

С 6 по 8 января в Брюсселе состоялось IV совещание по исследованию свеклы.

Были заслушаны следующие доклады:

Митчерлих и Вильморен. Значение климата для развития свеклы. Колен и Росновский. Физиология свеклы. Мунерати. Наследственность свеклы, и ряд других.

С 15 по 18 апреля в Афинах происходил III Международный конгресс сравнительной патологии, на котором работала и секция фитопатологии. Все доклады объединяла общая проблема иммунитета у растений.

В июле происходил в Эрлангене годичный 50-й Съезд Германского ботанического общества, на котором было заслушано несколько интересных докладов по различным отделам ботаники. Внимания заслуживают следующие доклады:

Ф. Веттштейн. Правдоподобное и проблематичное при определении пола. Доклад опубликован в Berichte d. Deutsch. Botanisch. Gessellschaft LIV, 1, стр. 23—37.

К. Снелль. О физиологическом исследовании по распознаванию сортов пшеницы.

Автор отличает семена яровой и озимой пшеницы по конусам нарастания у трехнедельных проростков, полученных в оранжерее (для нас этот метод не новый, он уже описан и опубликован). Выколашивание яровых достигалось путем проращивания семян при температуре +1°—+4° С. Для ускорения развития применялось освещение электрической лампой в 60 ватт по 8 часов в сутки. Ускоренное выколашивание дает возможность отличать сорта в начале выколашивания при помощи особых методов. Удается распознавать сорта и по содержанию каротиноидов в зерне. Доклад опубликован в Angewandte Botanik, XVIII, 4/5, 1936.

Ф. Моэвус. Об обмене факторами, в особенности реализаторов при скрещивании хламидомонад. Доклад напечатан в Berichte d. Deutsch. Botanisch. Gesellschaft, LIV, I, 1936, стр. 45—58.

Особый интерес представляет доклад Г. Боррисса О стимулирующем действии почвы на прорастание.

Докладчик сообщил результаты своих опытов, произведенных с *Vaccaria pyramidata* Med., семена которой не прорастают на фильтровальной бумаге ни на свету ни в темноте, но прорастают на почвенной подстилке. Остроумно поставленными опытами докладчику удалось выяснить, что в данном случае здесь дело не в стимуляции, а в поглощении почвенным комплексом задерживающих веществ, возникающих в семени. Оказалось, что прорастание стимулируется не только поч-

вой, но и другими средствами, как уголь, коллодий, гидрат окиси алюминия, т. е. веществами, обладающими положительным зарядом. Докладчик выяснил, что задерживающие вещества отсутствуют в покоющемся семени, но возникают с момента начала в нем жизненных процессов.

Г. Вальтер в докладе «О водном и солевом режиме восточно-африканских мангровых» сообщил результаты своих 200 криоскопических определений осмотического давления. Для листьев мангровых он нашел, что величины осмотических показателей равнялись, примерно, 40 атмосферам, причем они отличались большим постоянством. Химические анализы выявили, что две трети осмотически деятельных веществ падают на хлориды; таким образом поведение мангровых и в этом отношении аналогично поведению прочих галофитов, т. е. они накопляют в листьях много соли. Работа изложена подробно в Zeitschr. für Bot., 30, 65, 1936.

М. Лилиенштерн

Третий международный Конгресс сравнительной патологии

Третий международный Конгресс сравнительной патологии состоялся в Афинах 15—18 апреля 1936 г.

Растительная патология была выделена в отдельную секцию, 17 докладов которой были посвящены проблеме иммунитета у растений. Эти доклады помещены в отдельном сборнике в 276 страниц (III Congrès International de Pathologie comparée. Tome premier. Rapports. 2-ème Partie. Section de Pathologie vegetale. Edition «Flamma». Athènes. 1936).

Особого внимания заслуживают следующие доклады:

1. Бутлер Е. Природа иммунитета растений к заболеваниям.

Докладчик разбирал вопрос об естественном и приобретенном иммунитете. Относительно естественного наследственного иммунитета он делает вывод, что внешние факторы могут оказывать на него влияние. Например иммунные сорта злаков к мучнистой росе могут ею поражаться при высокой температуре. Существует лишь немного примеров абсолютного иммунитета, не зависящего от внешних условий (например сорта картофеля, иммунные к *Synchytrium endobioticum*). Относительно приобретенного иммунитета автор констатирует, что, согласно имеющимся данным, нет основания допускать возникновение иммунитета после поражения, а также после прививки маловирулентной культуры. Наличие антител в растении также пока не установлено.

2. Дюфренуа Ж. Роль аминокислот и фенольных соединений в восприимчивости или стойкости растений к заболеваниям.

Докладчик сообщил результаты своих исследований в области локального иммунитета, произведенных методом цитологическим и путем биохимических анализов. Выводы его следующие.

Иммунитет определяется не наличием в клетках фенольных соединений, а способностью клеток образовать таковые в виде ответной реакции на поражение. Для того чтобы иммунитет себя проявил, необходимы проникновение паразита и инфекция. Если в первых пораженных клетках происходит свертывание фенольных соединений, то клетки отмирают, и их сверхчувствительность — фактор местного иммунитета — защищает все растение от поражения. Однако в большинстве случаев первые пораженные клетки не отмирают, и микроорганизм устанавливает с ними паразитические соотношения. В таких случаях в соседних клетках, не пораженных, могут происходить две различных реакции. Одна из них сказывается в цитологических изменениях, т. е. в превращении уже диференцированных клеток в клетки эмбрионального типа: крахмальные зерна претерпевают гидролиз, накопляются сахара и растворимые белковые соединения.

Вторая реакция состоит в образовании фенольных соединений. От скорости этой реакции зависит, быть или не быть иммунитету. У стойкого растения это совершается быстро, независимо от условий среды: паразит не находит благоприятных условий питания, и иммунитет налицо. У восприимчивых растений образование фенольных соединений осуществляется лишь при определенных условиях влажности и температуры. Например на листьях гибридов винограда при поражении мучнистой росой образуется кольцо клеток, содержащих антоциан, локализирующее поражение, в то время как у *Vitis vinifera* это наблюдается только в случае сильной инсоляции и высокого дефицита влажности.

Образование фенольных соединений подмечено не только в сверхчувствительных клетках под влиянием поражения грибными паразитами, но и вирусами.

3. Гауман Е. Факторы чувствительности и стойкости растений к паразитам.

Докладчик сравнивает сущность паразитизма у растений и животных. У растений паразит активно нападает, а объект нападения — растение — пассивен; поэтому пассивная защита важнее активной, т. е. реакции иммунитета. У теплокровных животных, наоборот, паразит попадает пассивно в организм, не участвуя активно при своем проникновении, зато «хозяин» проявляет активность, защищаясь реакциями иммунитета. Однако и у животных наблюдается иногда реакция местного клеточного иммунитета, близкая к таким реакциям у растений. Поэтому в области патологии автор находит, что мы близки к эпохе синтеза, который позволит рассматривать больное растение и животное с одной точки зрения.

4. Политис И. Иммунитет и наследственность у растений.

Автор посвящает свой доклад роли некоторых химических веществ в защите растения от паразита. Он дает перечень целого ряда растений, у которых под влиянием определенных паразитов возникают на листьях красно-фиолетовые пятна, указывающие на образование антоциана, и бурые пятна, указывающие на образование дубильных веществ. Глюкозиды, содержащиеся в растительных клетках, могут играть защитную роль, так как проникший мицелий выделяет ферменты, расщепляющие глюкозиды, а некоторые продукты расщепления, будучи ядовитыми для гриба, убивают его. Конечно, эти соединения токсичны и для клеток растения-хозяина; эти клетки отмирают, возникают пятна на листьях, но таким образом поражение локализуется.

Интересен факт, что под влиянием поражения некоторыми паразитами хлоропласты не теряют своей зеленой окраски, и на листьях уже пожелтевших заметны зеленые участки. Это наблюдается у листьев яблони, абрикоса при поражении *Septoria Unedonis* или *Fusicladium dendriticcum.* Зеленые пятна на плодах апельсина и лимона обусловлены поражением *Lepidosaphes citricola.* Автор приписывает этим паразитам выделение веществ, побуждающих хлоропласты к делению, увеличению размеров и фотосинтезу. В этом его убедило сравнительное микроскопическое исследование пораженных и не пораженных участков. Автор подчеркивает, что содержание определенных глюкозидов является специфичным для отдельных растений и передается по наследству, а защитная их роль может проявиться, если продукты их расщепления токсичны для паразита.

5. Рид Г. Питание клетки и иммунитет.

Автор высказывает теорию о том, что степень гидратации вакуоли определяет чувствительность по отношению к паразитам. Отнятие воды сопровождается зачастую химическими изменениями, которые могут усилить иммунитет растительных клеток. Концентрация солей повышается, сахара превращаются в полисахариды, пентозы и пр., которые труднее усваиваются паразитом. Новые исследования показали, что растение может приобрести иммунитет под влиянием условий питания. Относительно минерального питания положительные результаты получены с цинком, бором и германием.

6. Фами Т. Иммунитет хлопчатника к фузариум.

Доклад посвящен поражению некоторых сортов египетского хлопчатника грибом *Fusarium vasinfectum.* В результате многолетней работы, начиная с 1923 г., автору удалось выделить несколько иммунных сортов. Проделана большая работа по скрещиванию иммунных сортов с поражаемыми; первое поколение оказалось иммунным, во втором и третьем произошло расщепление. Путем отбора в течение нескольких последующих поколений наиболее стойких растений удалось закрепить стойкость сортов.

7. Рышков Л. (Харьков). Ультравирус и иммунитет.

Докладчик изложил сводку работ, посвященных данному вопросу, в которой видное место занимают и его исследования с сотрудниками Михайловой и Пивоваровой. Они получили подтверждение наблюдений Гойберга и Нортона, согласно которым удастся вызвать заражение проростков томатов вирусом мозаичной болезни лишь с момента появления зеленых частей. Всякие попытки вызвать заражение зародыша или подсемядольного колена оказались безуспешными. Таким образом, зародыш обладает иммунитетом по отношению к вирусу мозаичной болезни. Возраст листьев также играет роль в восприимчивости к вирусу. Старые листья — вполне иммунны, наиболее поражаемы листья среднего возраста. Докладчик затронул целый ряд вопросов: влияние питания на стойкость к вирусам, сортовую, видовую стойкость; упомянул о своих опытах по скрещиванию крайне чувствительного табака *Nicotiana paniculata* с *N. glutinosa.* Гибриды оказались стойкими к вирусу. Затронут и вопрос о симбиозе вируса с растением-хозяином и антагонизме отдельных вирусов, что, согласно некоторым авторам, рассматривается как защита растения от заболевания.

8. Кеннет и Донкастер. Величина частиц растительных вирусов.

Пользуясь методом ультрафильтрации через коллодионные градуированные пленки, удалось определить размеры частиц некоторых вирусов. Так, вирус X картофеля 75—112 миллимикронов; томата — 30—45, табака — 20—30.

9. Савулеску Т. Иммунитет растений к бактериозам.

Докладчик очень широко охватил проблему и дал подробную сводку работ, посвященных всем сторонам вопроса. Вопрос о механической стойкости, обусловленной цельностью покровной ткани, затронут кратко, зато весьма подробно изложена стойкость физиологическая и приобретенная. Сообщен ряд интересных новых данных о роли бактериофагов в защите растений от различных бактериозов. Так в 1935 г. Тома обработал семена кукурузы бактериофагами, выделенными из корней и узлов кущения растений, пораженных *Pseudomonas Stewarti*, и таким образом сообщил растениям иммунитет к данному заболеванию. Основные выводы докладчика следующие: 1. Иммунитет растений к бактериям и другим паразитам твердо установлен. 2. Применение прививок лечебных сывороток и бактериофагов к пораженным растениям — вопрос, теоретически разрешенный. Практическое применение этих приемов — проблема ближайшего будущего. Автор приводит длинный перечень использованной литературой в 300 номеров.

Весь сборник издан весьма тщательно, некоторые статьи снабжены рисунками, а все статьи — обширными списками литературы. Таким образом он является ценным справочником по главным вопросам иммунитета.

М. Лилиенштерн

Отв. редактор *В. Л. Комаров* Техн. редактор *И. М. Фролов*

Сдано в набор 1/VII 1937 г. Подписано к печати 8/IX 1937 г.
Леноблгорлит № 3609. Тираж 1900. Печ. лист. $3^3/_4$. У. авт. л. 6,43.
Ленбиомедгиз № 74/л. Формат бум. 70×108 Заказ № 1615.

Типография „Коминтерн". Ленинград, Красная ул., 1.